

Kontrolle des akustischen Verhaltens
einheimischer Feldheuschrecken
(*Gomphocerus rufus* L.)
durch das Gehirn

Martin Wadepuhl

1980

Kontrolle des akustischen Verhaltens

einheimischer Feldheuschrecken

(*Gomphocerus rufus* L.)

durch das Gehirn

Dissertation

der Fakultät für Biologie

der Ludwig-Maximilians-Universität

München

vorgelegt von

Martin Wadepuhl

Gangkofen/Kreis Eggenfelden

Juni 1980



1. Berichterstatter: Prof.Dr.F.Huber

2. Berichterstatter: Prof.Dr.F.Zettler

Tag der mündlichen Prüfung: 17.9.1980

Herrn Prof.Dr.F.Huber habe ich für die Themenstellung, aber besonders für die Ermutigungen, die konstruktive Kritik und die vielfältige Unterstützung in allen Phasen der Arbeit herzlich zu danken. Dr.D.Otto, Dr.T.Weber, Dr.J.Kien und Dipl.Phys.H.U.Kleindienst halfen mir neben anderen Kollegen aus der Abteilung mit vielen unersetzlichen, kleinen Hinweisen und Diskussionen. Den Elektronikern und Feinmechanikern in Seewiesen sei für die Realisierung oft schwer realisierbarer Pläne gedankt. Die meisten Abbildungen und Teile der Auswertung wurden von Frau H.Foa mit großer Geduld und Genauigkeit ausgeführt. Frau A.Koros verhinderte durch ihre Hilfe beim Schreiben der Endfassung eine noch spätere Abgabe der Arbeit.

1. TEIL

ZUSAMMENFASSUNG

EINLEITUNG

1

MATERIAL UND METHODEN

7

1. Tiere und ihre Haltung 7
2. Herstellen der Reizelektroden 7
3. Implantation der Elektroden 9
4. Reizversuche mit freibeweglichen Tieren 11
5. Reizversuche mit gehalterten Tieren 12
6. Registrierung des Verhaltens 13
7. Auswertung 14
8. Histologie und Lokalisation 15
9. Versuchsgruppen 16
10. Liste der im Text verwendeten Abkürzungen 17

ERGEBNISSE

18

- I. Normalverhalten, ergänzt durch eigene Beobachtungen 18
- II. Reizversuche am freibeweglichen Tier 22
 1. Auslösbarkeit von Elementen des Werbegesangs mit periodischer Wiederholung 22
 2. Auslösbarkeit von Elementen des Werbegesangs ohne periodische Wiederholung 24
 3. Hinweise auf einen Taktgeber für Werbeeinflüsse 26

4. Verhalten und Reizeffekte in der Gegenwart des Weibchens	28
5. Auslösbarkeit des gewöhnlichen Gesanges	30
6. Reizeffekte ohne akustische Komponenten	33
III. Reizversuche mit gehaltenen Tieren	35
1. Stridulation als Reizeffekt	35
2. Verhalten ohne akustische Komponenten als Reizeffekt	37
IV. Verteilung der Reizpunkte im Gehirn	39
1. Reizeffekte benachbarter Reizpunkte	39
a) Effekte des akustischen Verhaltens	39
b) Effekte des Kopulationsverhaltens	41
c) Effekte des Abwehrverhaltens	42
d) Reizpunkte ohne charakterisierbare Effekte	42
2. Zuordnung von Hirnsubstraten zu Reizeffekten mit hoher Reproduzierbarkeit und Zwanghaftig- keit	43
3. Verteilung der Reizpunkte für akustisches Verhalten	44
4. Beziehung des Pilz- und Zentralkörpers zu den Reizeffekten	46
<u>DISKUSSION</u>	47
1. Vorbemerkungen	47
2. Direkte Wirkung des Reizes auf das Nerven- gewebe	48
3. Beziehung zwischen Elektrodenspitzenpunkt und Reizort	50
4. Hirnabschnitte für die Kontrolle akustischen Verhaltens bei Feldheuschrecken und Grillen	53
a) Bedeutung der Pilzkörper	54

b) Pilzkörpernahe Bereiche	54
c) Pilzkörperferne Bereiche	56
5. Zur Frage der Spezifität des Hirnreizes	57
6. Vorstellungen zur nervösen Organisation des akustischen Verhaltens bei Feldheuschrecken	58
7. Zukunftsperspektiven	63

<u>LITERATURVERZEICHNIS</u>	64
-----------------------------	----

<u>LISTE DER VERÖFFENTLICHUNGEN</u>	71
-------------------------------------	----

2. TEIL

Abbildungen 1 - 32

Tabelle 1; 2

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurde mit der Methode der elektrischen Hirnreizung die Steuerung des akustischen Verhaltens, insbesondere des aus einer stereotypen Folge von abermals streng gegliederten Einheiten aufgebauten Werbegesangs, von Gomphocerus rufus L. untersucht. Folgende Ergebnisse sind herauszustellen:

1. Die Technik der Hirnreizung am freibeweglichen Tier wurde verbessert, indem die Metallelektroden für chronische Implantation definiert zugeätzt und isoliert wurden. Ferner wurden kobaltgefüllte Semi-Mikroelektroden zur Reizung gehaltener Tiere erfolgreich eingesetzt. Die Reizeffekte wurden unter Verwendung eines Videosystems aufgezeichnet und in graphischer Form dargestellt.
2. Das Normalverhalten wird skizziert und durch eigene Beobachtungen zum gewöhnlichen Gesang ergänzt.
3. Durch elektrische Hirnreizung wurde die alle Körpersegmente umfassende Bewegungsfolge des Werbegesangs mit ihren drei Untereinheiten am freibeweglichen Tier ausgelöst. Ebenso konnte der gewöhnliche Gesang und die ihm zugeordnete Lokomotion als klar abtrennbare Verhaltenseinheit durch die Reizung induziert werden.
4. Es konnten nicht nur Einflüsse des Gehirns auf den Typ , und Einsatz des Gesangs nachgewiesen werden, die Reizeffekte zeigen, daß auch die Abfolge und teilweise auch der Aufbau der Untereinheiten vom Gehirn bestimmt wird. Vorallem da der reizinduzierte Werbegesang außer mit Untereinheit 1 und 2 beginnend, sich auch aus einer Reihe von Stridulationen (Untereinheit 3) allmählich aufbauen konnte und der Takt der Werbeeinheiten durch die Reizung beeinflusbar war ist auch nach Hirnreizexperimenten ein zentraler Taktgeber für den Werbegesang zu fordern.

Neben dem gewöhnlichen und dem Werbegesang, waren auch Nachstrichlaute, Elemente des Kopulationsverhaltens und Lokomotion auszulösen.

5. Die Reizeffekte entsprachen in ihrer Koordination dem Normalverhalten. Sie setzen sich auch gegen anderes gerade ablaufendes Verhalten (Fressen, Kopulation) durch, wurden aber durch veränderte Umweltbedingungen, z.B. ein hinzugesetztes Weibchen, in Grenzen modifiziert.
6. Auch das durch die Halterung stark eingeschränkte Tier kann durch die Hirnreizung zum gewöhnlichen Gesang, zum Werbegesang und Kopulationsverhalten gezwungen werden. Das reizausgelöste Verhalten entspricht in seiner Feinkoordination dem am freibeweglichen Tier beobachteten.
7. Durch eine dreidimensionale Rekonstruktion des Heuschreckengehirns war eine genauere Lokalisation der Elektroden spitze möglich. Die Kobaltmarkierung und die bei feineren Elektroden möglichen geringeren Stromstärken (die niedrigste Reizstromstärke für die Auslösung von gewöhnlichen Gesang war $0,6 \mu A$) ermöglichten teilweise eine noch weitergehende Einkreisung des verantwortlichen nervösen Substrats.

Für die verhaltenssteuernde Funktion der Pilzkörper wurden weitere Belege gefunden. Daneben konnte aber in einem vom α -Lobus-Bereich zum Calyx ziehenden Fasersystem unter drei verschiedenen Versuchsbedingungen gewöhnlicher Gesang ausgelöst werden, während für das "Programm" des Werbegesangs auch mehr medioventrale Hirnbereiche verantwortlich sind.

8. Bei der Diskussion der Möglichkeiten durch Hirnreizung zu Aussagen zu kommen, werden auch an Vertebraten gewonnene Daten berücksichtigt. Gründe für die Annahme, daß bei den verwendeten Reizparametern das Reizfeld wohl auf einige $10 \mu m$ um die Elektroden spitze zu begrenzen ist, werden angeführt.

9. Aus dem Vergleich der Reizeffekte mit dem Normalverhalten und früheren Experimenten werden Vorstellungen über den neuralen und phylogenetischen Aufbau des Werbegesangs entwickelt: Um eine dichte Reihe überwiegend zentral abgerufener Gesangsverse könnten sich die Bewegungen der anderen Untereinheiten gruppieren, für deren zeitgerechte Auslösung aber adäquate Sinnesmeldungen nötig zu sein scheinen

EINLEITUNG

Die Kontrolle der zeitlichen und räumlichen Abfolge von Bewegungen ist die grundlegende Aufgabe des Zentralnervensystems. Die dabei nötigen Entscheidungen lassen sich zwanglos in hierarchisch geschichtete Ebenen gliedern (Weiss, 1941; Dawkins, 1976). Es sollte daher möglich sein, die mit diesen Entscheidungsprozessen befassten neuronalen Strukturen zu lokalisieren und zu identifizieren (Jürgens, 1974; Zülch, 1976) und eventuell Aussagen über ihre Funktion zu machen. Für die Steuerung komplexer Verhaltensabläufe bei Insekten, z.B. Gesang, Werbeverhalten, Kopulation und Kampfverhalten, sowie Bautätigkeit (Huber, 1964; Otto, 1969; Vowles, 1964) spielt das Gehirn (Oberschlundganglion) eine entscheidende Rolle.

Das Gehirn ist von den Ganglien des Bauchmarks durch zwei Strukturen hervorgehoben: die paarig angelegten pilzhutförmigen Körper (Pilzkörper, corpora pedunculata) und den unpaaren Zentralkörperkomplex. Anatomische (Schürmann, 1973; Frontali & Mancini, 1970) und physiologische Untersuchungen (Maynard, 1956, 1967; Suzuki & Tateda, 1974) legen in den Pilzkörpern einen Erregungsfluß entlang der Kenyon-Zellen vom Kelch (Calyx) über den Stiel (Pedunculus) zu den α - und β -Loben nahe, die ihrerseits mit sensorischen (α -Lobus) oder motorischen (β) Regionen verschaltet sein sollen (Vowles, 1955). Die zuletzt angesprochenen Verbindungen sind nicht durch Tractus repräsentiert (Pearson, 1971; Schürmann, 1974).

Als wichtiger Eingang in die Pilzkörper gilt der Tractus olfactorio globularis. Er entspringt in den sensorischen Antennenzentren und deshalb sehen einige Autoren (Weiss, 1974; Strausfeld, 1976) in den Pilzkörpern antennosensorische Zentren höherer Ordnung. Verbindungen zwischen den optischen Ganglien und den Pilzkörpern wurden ebenfalls beschrieben (Pearson, 1971; Honegger & Schürmann, 1975), desgleichen solche zwischen ihnen und dem medioventralen Protocerebrum (Pearson, 1971; Strausfeld, 1976).

Der Zentralkörperkomplex stellt ein hoch geordnetes Neuropil dar. Die Fasern des "central complex system I" (Williams, 1972, 1975) verknüpfen die Brücke (pons) über den Fächerförmigen Körper mit dem Ellipsoidkörper. Von dort verlaufen sie dorsal der β -Loben in die Nebenlappen. Auf diese Weise wird der mediozentrale Teil des Protocerebrums zu einem strukturell zusammenhängenden Areal verbunden.

Einzelzellableitungen bei Insekten verschiedener Ordnungen deuten insofern auf eine "übergeordnete" Funktion des Gehirns hin, als dort Erregungen aus verschiedenen Sinnesgebieten konvergieren (Adam, 1969; Rheinländer et al., 1976; Stout & Huber, 1972, 1980; Huber, 1978; Boyan, 1980; Boeckh et al. 1977; Swihart, 1968; Erber & Menzel, 1977), komplexere Kodierungseigenschaften der Neurone gefunden wurden (Rheinländer, 1975), plötzlicher Wechsel im Entladungsverhalten der Zellen ohne nachweisliche Änderung der Reizsituation auftritt (Roeder, 1939; Erber & Menzel, 1977; Erber, 1978) und vor allem die Hirnneurone durch einen hohen Grad an Multi-

modalität ausgezeichnet sind (Erber, 1978).

Erste direkte Hinweise auf die Kontroll- und Steuerfunktion des Gehirns gaben punktförmige Läsionen (Huber, 1952, 1955a) und lokale elektrische Hirnreizung (Huber, 1959, 1960; Otto, 1967, 1971) bei Grillen. Es konnten plurisegmental gegliederte Verhaltensabläufe ausgelöst bzw. gehemmt werden. Auch bei anderen Insekten konnten die Ergebnisse an Grillen bestätigt werden (Huber, 1955b; Elsner & Huber, 1969; Loher & Huber, 1966; Vowles, 1964; Rowell, 1963; Turanskaya, 1972). In jüngerer Zeit kamen weitere Methoden zum Einsatz, z.B. Mikroinjektion von Pharmaka (Otto, 1978) und lokale Kühlung (Menzel et al., 1974), ebenso wurden Mutanten benutzt (Hall, 1979; Heisenberg, 1979). Bei gynandromorphen Mosaikfliegen wies Hall (1979) nach, daß "Männchen-Verdrahtung" im Bereich von mindestens einem Pilzkörper für die ersten Komponenten der Tauflieden-Balz unerläßlich ist. Der zur Balz gehörende und mit den Flügeln erzeugte "Gesang" wird dagegen in dem Thorakalganglion organisiert. Dies stimmt mit den Ergebnissen von Huber (1955a, 1960) und Otto (1967, 1969, 1971, 1978 zitiert bei Elsner & Popov, 1978) bei Grillen überein, die zeigen konnten, daß im Gehirn gesangsauslösende und gesangshemmende Substrate vorhanden sind, welche die Pilzkörper einschließen, wobei reizparameterabhängig verschiedene Gesangstypen an demselben Reizort ausgelöst wurden (Otto, 1971). Elektrische Reizung der Thorakalganglien führte dagegen neben reizsynchronisierten Bein- und Flügelbewegungen zu atypischen "Singbewegungen" der *Elytren* (Huber, 1960). Diese unterschiedliche Komplexität des Effekts bei Reizung des Gehirns

bzw. der Thorakalganglien wurde auch bei Astacus durch Kan & Kagan (1971) nachgewiesen. Die ursprüngliche Vorstellung von Huber (1960, 1964), daß bei Grillen auch die "Folge der Elytrenbewegungen", die den Aufbau des Gesangs aus Silben bestimmt, im Gehirn organisiert wird, resultierte aus der Beobachtung "atypischer Gesänge" bei der Reizung des Zentralkörperkomplexes. Sie musste in der nachfolgenden Zeit teilweise revidiert werden, denn selbst Tiere mit beidseitig durchtrennten Halskonnektiven zeigten noch, wenn auch nur für wenige Minuten, Laute mit dem Aufbau eines Lock- und Werbegesangs (Kutsch & Otto, 1972). Eine Annäherung der Standpunkte ergab sich jedoch, nachdem Otto (1978) bei den durch Injektion von Pharmaka in das Gehirn hervorgerufenen Gesängen eine Veränderung in der zeitlichen Abfolge der Elytrenbewegungen (Silbenrate) feststellte. Information aus dem Gehirn soll nach den genannten Ergebnissen dazu genutzt werden, die Gesangsform, ihren Einsatz, ihre Dauer und ihre Versrate zu bestimmen. Gleichzeitig wird aber auch eine Kontrolle auf die Silbenrate ausgeübt. Bentley (1977) gab Hinweise, daß für die Auslösung des Gesangs möglicherweise nur ein einzelnes absteigendes Neuron stimuliert werden muß, um den thorakalen Singgenerator zu triggern. Damit bestätigte er Ergebnisse von Otto (1967), der bereits früher fand, daß Halskonnektivreizung zu Gesängen mit normalen Silben- und Pausenaufbau führte.

Bei Feldheuschrecken scheint eine im Prinzip vergleichbare nervöse Organisation für die Gesänge vorzuliegen. Der Einfluß des Gehirns wird durch den Befund besonders herausge-

hoben, daß nach Durchtrennen der Konnektive zwischen dem Gehirn und dem Metathorakalganglion in keinem einzigen Fall mehr Singbewegungen auftraten (Elsner & Huber, 1969). Im Gegensatz zu den Grillen hatte aber die Durchtrennung abdominaler Konnektive keinen Effekt auf den Gesang der Männchen (Huber, 1964). Einige elektrische Reizungen und Nadelstichläsionen (Huber, 1955b; Loher & Huber, 1966; Elsner & Huber, 1969) deuten auch für Feldheuschrecken an, daß die Pilzkörper an der Kontrolle der Stridulation und mit ihr gekoppelter anderer Bewegungen beteiligt sind. Nadelstichläsionen im medialen Protocerebrum, allerdings mit erheblich ausgedehnter Schädigung, führten zu einem vollständigen Ausfall des akustischen Verhaltens. Ferner gibt es erste Hinweise auf absteigende Fasern, die in die Singkontrolle eingreifen könnten (Elsner, 1969). Eine klare, direkte Beziehung zwischen der Aktivierung des Gehirns und dem akustischen Verhalten fehlt aber bei Feldheuschrecken. Sie zu kennen, ist umso wichtiger, als gerade bei einigen Arten während der Balz zu der Hinterbeinsingbewegung noch Bewegungen anderer Gliedmaßen hinzukommen, die den Werbegesang zu einer Einheit zusammenfügen, die sich ihrerseits durch strenge zeitliche und räumliche Abfolge der beteiligten Bewegungselemente auszeichnet (Jacobs, 1950, 1953; Faber, 1953). Es ist zudem bekannt, daß die Abfolge dieser Bewegungen erhalten bleibt, wenn die Konnektive zwischen dem 2. und 3. Thorakalganglion unterbrochen sind und die Stridulation nicht mehr ausgeführt werden kann (Loher & Huber, 1966). Tiere mit fixierten Körperanhängen und der dadurch bedingte Abbruch des Werbegesangs bzw. seine Verlangsamung deu-

ten andererseits auf einen Prozeß hin, der Signale über die Ausführung eines Elements des Werbegesangs benötigt, um die nächste Bewegungsfolge starten zu können (Elsner & Huber, 1969). Ferner sind bei Feldheuschrecken die neuromuskulären Grundlagen für die Stridulation bekannt (Elsner, 1968).

Es ist das Ziel dieser Arbeit, erstens zu zeigen, daß der komplex gestaltete, plurisegmental organisierte Werbegesang bei der Feldheuschrecke Gomphocerus rufus L. durch elektrische Hirnreizung auslösbar ist. Durch den Vergleich mit den Befunden an Grillen soll zweitens dargestellt werden, in welchen Umfange die dort als wichtig erkannten Hirnstrukturen auch bei der Feldheuschrecke an der Kontrolle des akustischen Verhaltens mitwirken. Dazu wird eine Verbesserung der Lokalisation der Reizpunkte angestrebt mit dem Ziel einer genaueren Zuordnung der Effekte zum nervösen Substrat. Drittens soll die Zuordnung des Reizeffekts zum Normalverhalten zusammen mit den zu erwartenden Abweichungen Rückschlüsse auf die Beteiligung des Gehirns an der Organisation komplexer Verhaltensweisen ermöglichen.

MATERIAL UND METHODEN

1. Tiere und ihre Haltung

Es wurden Männchen von Gomphocerus rufus L. sowie in zwei Fällen von Chorthippus biguttulus L. verwendet. Sie wurden von Ende August bis Mitte November in der Umgebung des Instituts gefangen und bis Mitte Dezember in Laborkäfigen zusammen mit Weibchen gehalten. Die Populationsdichte lag höher als im Freiland. Als Futter wurde Gras in mit Wasser gefüllten Gläsern aufgestellt. Ein- bis zweimal pro Tag wurden die Tiere mit Wasser besprüht. Mehrere Stunden am Tag wurden die Käfige mit 150W-Strahlern zusätzlich erwärmt. Sandschalen für die Eiablage standen in den Käfigecken. Obgleich die Aufzucht gelang, wurden aus Zeitgründen die gezüchteten Tiere im Versuch nicht verwendet.

2. Herstellen der Reizelektroden

Die von Rowell (1963) und Otto (1971) weiterentwickelte Technik der elektrischen Reizung am freibeweglichen Tier durch chronisch implantierte Stahlelektroden wurden in ähnlicher Weise, wie bei Blondeau (1977) beschrieben, verfeinert. Die mit den Zuleitungen 30cm langen Elektroden bestanden aus lackisolierten V2A-Stahl (Rheinische Feindraht Industrie). Die indifferente Elektrode hatte einen Durchmesser von 40 μm . Ihr entisoliertes Ende wurde in der Regel im Thorax verankert, bei den letzten Versuchen auch in der Kopfkapsel. Die differente Elektrode mit einem Durchmesser von 20 μm

wurde an einem Ende auf eine Länge von 1 mm entisoliert und elektrolytisch sozugeätzt, daß eine konkave Spitze entstand (Abb. 1c). Im Elektrolysebad (Konz. HCl, 1:3 mit Aqua dest. verdünnt) diente eine ringförmige Elektrode aus Kupfer und eine axiale aus Kohle als Gegenpol zum Stahldraht. Die Stromverteilung (6V Wechselstrom) und die Dauer der Einwirkung wurden präzise kontrolliert. Über einen Mikromanipulator wurde die Eintauchtiefe und damit die Schaftlänge zwischen 0,1 und 0,3 mm eingestellt. Die zugeätzten Elektroden wurden unter mikroskopischer Kontrolle mit Lack (InslX E33) isoliert. Dazu wurde die Elektrode mit einem Manipulator in eine jeweils frisch erzeugte Halbkugel von verdünntem Isolierlack am Stutzen einer Injektionsspritze eingefahren. Beim langsamen Zurückziehen der Elektrode bildete sich ein Oberflächenhäutchen, das die noch dünnflüssigeren inneren Lackanteile um den feinen Draht drückte. Schnelleres Herausziehen gegen Ende des Vorgangs dichtete dann meist den Schaft bis auf die Spitze ab.

Der Erfolg der Isolierung wurde nach einer Trocknungsperiode von mindestens einer Stunde (70°C) mit dem Gasblasentest überprüft. Dazu wurde die Elektrode in Ringer zwischen zwei Deckgläschen gelegt und an dem Auftreten von Gasblasen bei kathodischen Rechteckimpulsen (70 V, etwa zehnfacher Spannungswert gegenüber der Reizung, 100 Hz, 1ms) festgestellt, ob die Elektrode bis auf die Spitze isoliert war. Dieser Test wurde nach dem Experiment wiederholt. Dabei zeigten sich bei etwa 50% der Elektroden kleinere Lecks 20 bis 40 μ m hinter der Spitze. Es ist möglich, daß diese während der Reizung oder

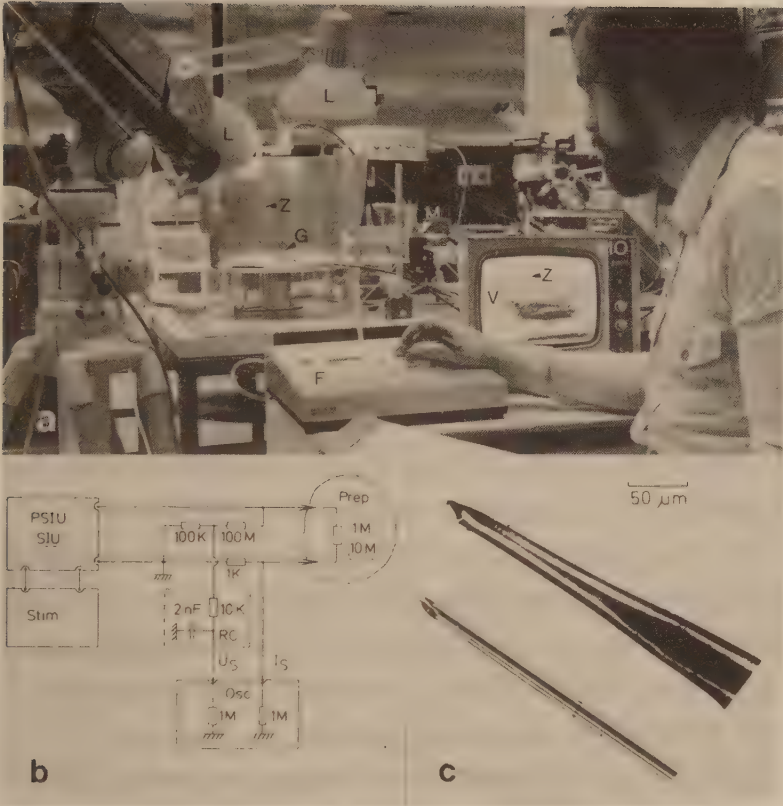


Abb. 1 Versuchsaufbau

- a** Arena für Versuche mit freibeweglichen Tieren. A, Arena; F, Fernbedienung; G, Grasbüschel; K, Videokamera; L, Lampe; M, Mikrophon; Mo, Monitor; V, Versuchstier; Z, Zuleitungsdraht.
- b** Meßschaltung für Reizstrom und Reizspannung. Osc, Oszillograph; I, Meßsignal für Reizstrom; Prep, Versuchstier; PSIU, photoelektrische Konstant-Strom-Isolationseinheit; RC, RC-Glied zum Ausfiltern der Trägerfrequenz der SIU; U, Meßsignal für Reizspannung; SIU, Konstant-Spannungs-Isolationseinheit; Stim, Stimulator; $\boxed{}$, gilt für Versuche mit Glas-Mikroelektroden.
- c** Reizelektroden. Zugeätzte und isolierte Metallelektrode zur chronischen Implantation; darunter abgeschrägte Semi-Mikroelektrode aus Thetaglas

während des langen Markierungsstroms entstanden sind.

Dieser Typ von Reizelektroden vermindert eine Schädigung des Gehirns beim Einstechen; gleichzeitig war eine Orientierungshilfe für die Einstechtiefe gegeben und es konnte die Verankerung im Gehirn, besonders bei den Reizungen nahe der Oberfläche, verbessert werden.

Für Semi-Mikroelektroden wurde Thetaglas mit verdicktem Mitelseptum (R&D Optical Systems; 1,8-2,2 mm Durchmesser) benutzt. Es wurde auf dem Vertical Pipette Puller von David Kopf (Modell 700 C) gezogen, auf einen Spitzendurchmesser von 10- 15 μ m abgeschnitten und anschließend mit einem selbstgebauten Beweller abgeschrägt (Schleiffolie: 3M Imperial Lapping Paper) (Abb. 1c). Ihre Dimensionen wurden vor und nach dem Versuch kontrolliert. Beide Kanäle der Elektrode wurden mit 15% Kobaltnitrat in Aqua dest. gefüllt (Kien, pers. Mitt.); ihr Widerstand lag bei monopolarer Reizung bei 10 M Ω . Bei der Markierung, wo elektrophoretisch Kobalt abgelagert wurde, konnte er im Extremfall bis auf 80 M Ω ansteigen.

3. Implantation der Elektroden

Für die Versuche wurden in der Regel Männchen ausgewählt, die vorher balzten. Für die Operation wurden sie mechanisch gehalten. Ein verstellbarer Bügel über dem Thorax drückte das Tier auf den Operationstisch, während der Kopf leicht nach oben abgewinkelt in der Kerbe eines ebenfalls verstellbaren Schiebers lag. Beine und Flügel wurde durch eine darüberge-

stülpte Muffe fixiert. Über ein Zapfen- und ein Kugelgelenk war die Stellung des Tisches den Operationsabschnitten anzupassen.

Zunächst wurde ein Y-förmiger Halter zusammen mit der indifferenten Elektrode am Thorax mit Wachs angeheftet. Anschließend wurden Frons und mittlerer Ocellus abgenommen, das Gehirn von frontal (Körperachse) freigelegt und von aufliegenden Luftsäcken gesäubert. Die dorsal in das Oberschlundganglion einmündenden Haupttracheenäste blieben unbeschädigt. Die differente Elektrode wurde mit einem Mikromanipulator bis zur Elektrodenschulter eingestochen. Bei den letzten neun Experimenten wurde auch bereits auf dem Operationstisch gereizt, wodurch sensitive Hirnorte gesucht werden konnten. Mit einem niedrig schmelzenden Wachs-Kollophonium-Gemisch wurden Brücken von der Kopfcuticula zur Elektrode gebildet, bis die Wunde ganz verschlossen war. Anschließend wurde die Elektrode von der Führung abgeschmolzen, mit der sie über Wachs verbunden war, die Drähte an Kopf und Thorax nochmals mit Wachs angeheftet, und mit dem freien Ende zum Elektrodenhalter geführt. Elektroden mit dieser Befestigung lösten sich nicht mehr aus der Einstichstelle und erlaubten dem Tier in der Versucharena zu laufen, zu springen und eingeschränkt auch zu fliegen.

Bei Reizversuchen mit gehalterten Tieren wurden diese wie beschrieben fixiert, aber ohne die Verwendung der Muffe, sodaß Mittel- und Hinterbeine und die Flügel bewegt werden konnten. Der Kopf wurde mit Dentalwachs (Lactona Surgident Periphery

Wax) zusätzlich festgelegt. Die Bewegungen des Gehirns wurden durch Zellulose eingeschränkt, die seitlich unter die Cuticula geschoben war. Die Wunde wurde mit Ringer perfundiert (Eibl, 1978; Usherwood & Grundfest, 1975). Als indifferente Elektrode wurde ein Silberdraht in den Thorax gesteckt.

4. Reizversuche mit freibeweglichen Tieren

Nach der Implantation der Elektroden wurden die Tiere mit den Reizdrähten am Elektrodenhalter in die Arena gesetzt. Dort zeigten ihre Bewegungen in der Regel keinerlei Abweichungen vom Normalverhalten. Manche neigten anfangs noch den Körper oder drehten. Die Tiere fraßen oft sofort. Die Arena bestand aus einem Plexiglasrohr (Durchmesser 29cm, Höhe 20cm), das bis auf das vordere Drittel von schwarzer Pappe umgeben war. Der Boden war mit grünem Stoff bespannt und drehbar. In ihn waren Näpfe mit Grasbüscheln versenkt, sodaß die Tiere während der Versuchszeit fressen konnten. Über zwei seitlich angebaute Käfige konnten weitere Tiere in die Arena eingeschleust werden. Für ausreichende Beleuchtung und eine Temperatur von 28° - 31°C sorgten zwei Lampen (100 W und 150W Philipps Siccatherm-Strahler) (Abb. 1a). Etwa eine Stunde nach dem Einsetzen begann der Reizversuch. Benutzt wurden kathodische, stromkonstante Rechteckimpulse (Dauer: 0,5 ms; Folge: 100/s; Stromstärke: 0,2-20 μA , meist 2-10 μA), die ein Grass S88 Stimulator mit PSIU Constant Current Unit lieferte und die am Oszillografen kontrolliert wurden (Abb.1b). Die Tiere wurden meist in der Ruhestellung gereizt. Dabei wurde

bei 2 μ A beginnend mit steigender Reizamplitude gereizt, bis das Tier eine Reaktion zeigte. Mit mehreren Reizungen bei Schwellenstromstärke wurde der Effekt charakterisiert und bei genügender Stabilität gemäß einem Programmschema untersucht. Die Tiere wurden bis zu 10 Stunden meist alleine, z.T. aber auch zusammen mit einem Weibchen, getestet. Nach einer Serie von Reizungen wurden Pausen von der mehrfachen Dauer der Stimulation eingelegt. Am Ende des Reizprogramms wurde das Tier am Thoraxhalter festgeklemmt und die Lage der Elektrodenspitze markiert. Dies geschah durch einen anodischen, 0,75s dauernden 10 μ A-Puls, wobei Eisenionen von der Elektrodenspitze abgegeben und diese durch eine 3%ige Kaliumhexacyanoferrat II-Lösung in Ringer, die nach etwa drei Minuten eingespritzt wurde, als blauer Komplex ausgefällt wurden (Entwicklungszeit: 10 min). Es folgten Fixierung mit alcoholischem Bouin, Herausnehmen des Gehirns, die Entwässerung, Einlegen in Salicylsäuremethylester und Einbetten in Canadabalsam.

5. Reizversuche mit gehalterten Tieren

Bereits während die Elektrode durch das Gehirn vorgeschoben wurde, bot ich als Testreiz alle 10s eine etwa 3s lange Salve von kathodischen Impulsen (100 Hz, 0,5ms, 5 μ A). Der hohe Elektrodenwiderstand machte hier eine Reizung mit konstanter Spannungsquelle (Grass SIU 5) notwendig. Der Strom wurde über die oben beschriebene Schaltung kontrolliert.

Es wurden bis zu 11 im Durchschnitt 5 Einstiche gemacht.

Primär wurde nach gesangsauslösenden Reizpunkten gesucht. Konnten solche nicht gefunden werden, so hatten Bewegungen Priorität, die dem Verhalten des Sexualsystems zugeordnet werden konnten. Gelang auch dies nicht, wurde nach Reizpunkten gesucht, die zu atypischen Bewegungen führten. Jeder Hirnort wurde 15-30 Minuten getestet.

Zur Markierung wurden über den anderen Kanal der Elektrode für 10 Minuten anodische Rechteckimpulse (50 ms, 10 Hz) von 0,5-1 μ A gegeben, die die Kobaltionen aus der Elektrode ins Gewebe transportierten. Unmittelbar danach wurde die Kopfkapsel, z.T. einschließlich des Thorax, mit Ammoniumsulfid behandelt, 35min in Ringer gespült und dann in alkoholischen Bouin für 2h fixiert. Das freipäparierte Gehirn wurde weiterbehandelt, wie oben beschrieben. In den wenigen Versuchen, in denen gehaltene Tiere mit Metallelektroden gereizt wurden, wurde dieselbe Versuchsstrategie angewendet, aber bei der Markierung wie im vorhergehenden Abschnitt verfahren.

6. Registrierung des Verhaltens

Zusätzlich zu den mitgeschriebenen Protokollen wurden die Reizeffekte auf der Bild- und einer Lautspur einer Videoanlage (System Grundig mit Einzelbildschaltung; Mikrophon: Sennheiser NKH 432T) festgehalten. Die zweite Lautspur wurde benutzt, um das Reizsignal aufzuzeichnen. Bei den Versuchen am gehaltenen Tier und Reizung über Semi-Mikroelektroden wurde zusätzlich ein Thermistor (Fenval Electronics BC 32L1, auf 130°C konstant geregelt) auf einem Hinterschenkel festge-

wachst. Er war über zwei 40 μ m Kupferdrähte mit dem Verstärker verbunden. Nach dem Prinzip des Hitzdrahtanemometers registrierte der Thermistor die Bewegungsgeschwindigkeit. Bei sinusförmiger rascher Bewegung gibt dieses Signal mit einer Phasenverschiebung die Bewegung selbst qualitativ wieder. Es wurde auf einem FM-Recorder (Philipps ANA-LOG 7) aufgezeichnet.

7. Auswertung

Es wurden zuerst Histogramme erstellt, die über die Häufigkeit verwendeter Stromstärken ($[1-1,5(\mu\text{A bei } 100\text{Hz})]$) und den von ihnen ausgelösten Effekten (Symbole) Auskunft geben. An der Häufigkeit der Symbole und an der sie umgebenden Schraffur kann die Reproduzierbarkeit des Effekts zu verschiedenen Zeitpunkten im Versuch abgelesen werden. Daraus lässt sich dann die Reproduzierbarkeit als der Prozentsatz der Reizungen, die zum angegebenen Effekt führten, errechnen. Die Grundmenge bilden alle jene Reizungen mit den Reizstärken (100Hz), die im Verlauf des Experiments tatsächlich zum Effekt führten.

Zur detaillierten Demonstration der ausgelösten Bewegungsfolgen wurden die Partituren verwendet, die teils von Hand, teils durch Eingabe der Daten in den Computer erstellt wurden. Ihnen lag ein Code zu Grunde, der Klassen von Bewegungsformen von Körperanhängen Zahlenwerten zuordnete, die ihrerseits zusammengefasst wurden und die Zeilenbezeichnung der Partitur ergaben. Ein Punkt oder ein Strich gibt das Auftreten und die Dauer einer solchen Klasse an. Zur Eingabe der Daten war

der Videorecorder auf Zeitlupe gestellt und an einen 1/10s-Zähler (Eigenbau Elektronik Seewiesen) angeschlossen, wodurch eine ausreichende zeitliche Auflösung erreicht wurde. Bei einer Änderung des Verhaltens wurde das Band angehalten, die Zeit und die neue Verhaltensklasse in den Computer eingespeichert oder direkt als Partiturlinie auf dem Papier festgehalten. Ferner wurde von fast allen Versuchen Lochstreifen gestanzt. Dabei war das Verhaltensrepertoire in 11 Verhaltensgruppen unterteilt und eine Zeitauflösung bis zu 0,5s möglich.

Von den Reizpuls-, Thermistor- und den Lautsignalen wurden Schreiberaufzeichnungen (Schwarzer) gemacht. Zur genauen Bestimmung des Gesangsbeginns wurden die Lautsignale gleichgerichtet und integriert. Die Latenzen, Dauern und Perioden wurden dann von Hand ausgemessen.

8. Histologie und Lokalisation

Die mit kobalt-gefüllten Semi-Mikroelektroden gereizten Gehirne wurden nach Bacon & Tyrer (1977) intensiviert. Alle Versuchsgehirne wurden in Araldit eingebettet, in Serie geschnitten (meist sagital, Schnittdicke 40 μ m) und ohne weitere Färbung bei Interferenz-Kontrast (Leitz S-System) betrachtet. Die Rekonstruktionen wurden am Wild M 20 Mikroskop mit Zeichentubus durchgeführt (Abb. 2).

Für eine dreidimensionale Rekonstruktion des Gehirns wurde

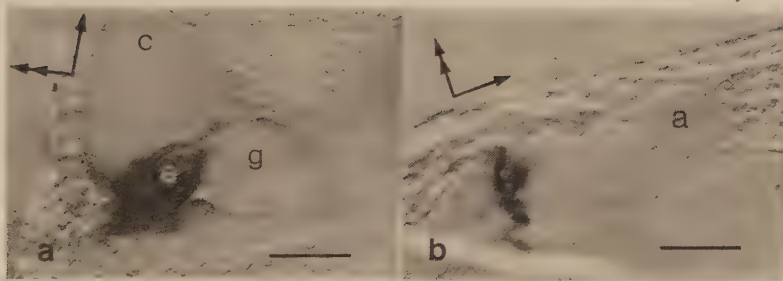


Abb. 2 Markierung des Elektrodenspitzenpunkts bei Verwendung von Metallelektroden.

a Markierung in Calyx (c) (OV14) mit extrem großer Gasblase (g) am Elektrodenspitzenpunkt (e). Die Gasblasen sind wohl auf elektrolytische Prozesse bei zu großen Stromdichten am Übergang zwischen Metalloberfläche und Gewebe zurückzuführen. Sie wurden bei 40% der Präparate beobachtet.

b Markierung (HV21) caudad von α -Lobus-Spitze (a).

◄◄, ventral; ◄, anterior (Neuroachse). Maßstab: 50 μ m

eine vollständige Serie von Sagittal-Schnitten (Dicke 10 μ m) verwendet, die nach Bodian imprägniert waren. Diese wurden fotografiert und die gewünschten Strukturen auf Kunststoff-folie (Ultrafan, 0,2mm) gezeichnet. Durch Anlegen der justierten Zeichnungen an eine abgeschrägte Kante wurden die Folien gegeneinander gemäß der Kavalierperspektive versetzt und auf dem Lichttisch die Umrisse auf Papier durchgezeichnet.

Zur genauen Lokalisation der Reizpunkte wurden die Aralditschnitte mit den Fotografien der Bodianfärbungen verglichen und auf den entsprechenden Folien gemäß den benachbarten Strukturen eingetragen. Die Abstände zu benachbarten Reizpunkten und Hirnstrukturen wurden nach der dreidimensionalen Rekonstruktion berechnet.

9. Versuchsgruppen

Insgesamt wurden 89 Versuche durchgeführt. Davon dienten 19 der Erarbeitung der Reiztechnik; sie werden hier nicht besprochen. Die restlichen 70 Versuche sind im Text durch zwei Großbuchstaben und eine Zahl gekennzeichnet, z.B. "OV5". Ein kleingeschriebener Buchstabe wurde hinzugefügt, wenn bei einem Versuch an zwei verschiedenen Stellen gereizt und markiert wurde (KV3a, KV3b), bzw. beim ersten Reizpunkt der Effekt wichtig war (MV10a), dieser aber verloren ging und an anderer Stelle gereizt und markiert wurde (MV10b). 44 Versuche wurden mit chronisch implantierten Metallelektroden am freibeweglichen Tier ausgeführt, 26 am gehalterten Tier, davon 5 mit Metallelektroden, 21 mit kobaltgefüllten Semi-Mikroelektroden.

52 Reizorte konnten im Gehirn lokalisiert werden. Alle Versuche, bei denen die Markierung der Elektroden spitze mißlang, die Elektrode nicht richtig im Gehirn plaziert war, oder der Tierzustand unzureichend war, blieben unberücksichtigt. Mit "Reizversuch" wird also die Gesamtheit aller Reizungen, die an einem Tier durchgeführt wurden, angesprochen.

10. Liste der im Text verwendeten Abkürzungen

gG gewöhnlicher Gesang

UE 1-3 Untereinheit 1-3

UEn Untereinheiten

WE Werbeeinheit

WG Werbegesang

ERGEBNISSE

I. Normalverhalten, ergänzt durch eigene Beobachtungen

Das Normalverhalten von G. rufus ist bei Faber (1953) und Jacobs (1950, 1953) ausführlich beschrieben. Hier wird es nur insoweit behandelt, als es zum Verständnis der Reizeffekte nötig ist. In Klammern steht die Bezeichnung der Zeile der Partitur, der diese Bewegungskomponente zugeordnet ist.

Ruhestellung: Der Zustand der Ruhe ist bei Insekten nicht nur an einer bestimmten Körperhaltung, sondern auch am Atemtypus ablesbar (KFV-Typ; Kestler, 1971). Hier wurde jedoch nur auf die Einnahme der Ruhestellung geachtet. Diese ist dadurch gekennzeichnet, daß der Körper im Extrem dem Substrat aufliegt (prone). Die Enden der abgesenkten Antennen können den Boden berühren. Die Hinterbeintibien sind angezogen und die Schenkel abgesenkt.

Singstellung: Während der Stridulation ist der Körper vom Substrat abgehoben (raised); die Antennen sind seitlich nach oben gestreckt (antennae up). Die Hinterbeintarsen berühren das Substrat nicht mehr; die Hinterbeinschenkel sind mit den angelegten Tibien leicht aufgerichtet (singing position). Nur selten wird die Stridulation ausgeführt, wenn der Körper dem Substrat aufliegt.

/

Gewöhnlicher Gesang (gG): Er besteht aus einem etwa 4 - 6 s

langen Vers (singing), der mit ruhig gehaltenen, erhobenen Antennen gesungen wird (Abb. 3a). Ein zweiter Vers folgt selten in einem kürzeren Abstand als 40 s (Abb. 3b). Fast immer sind Gehen (in der Arena auch Drehen) (walking), oder Springen (jumping) dazwischen geschaltet (Abb. 4).

Werbegesang (WG): Er beginnt, nachdem sich das Männchen zum Weibchen orientiert hat (Riede et al., 1979) und besteht aus einer Folge von Werbeeinheiten (WE), die ihrerseits in je drei Untereinheiten (UE) gegliedert sind (Loher & Huber, 1966) (Abb. 5a, 6). Jede WE setzt mit dem "Kopfschütteln" (UE1) (head shaking) ein, einer Rotationsbewegung des Kopfes um die Längsachse. Im selben Takt werden sowohl die Palpen seitlich ausgestellt, als auch durch nahezu synchrone Hinterbeinbewegungen die Zwischengesangslaute erzeugt (Elsner, 1968, 1974). Gegen Ende der UE1 wird die Frequenz der Bewegungen deutlich erhöht.

Die UE2 wird durch eine ruckartige Aufabbewegung der Antennen eingeleitet, der unmittelbar danach eine weitere folgt (antennae jerking). Die letztere wird von einem deutlich hörbaren Hochreißen der Hinterbeine begleitet, meist mit einem Ausschleudern der Tibien (hindleg jerking) (Abb. 5c), wobei auch die Palpen weit abgespreizt werden. Folgt das Schleudern der Antennen und Hinterbeine mehrmals hintereinander, so bleiben dazwischen die Antennen seitlich abgesenkt und es vibrieren die hochgestellten Hinterbeine; das Tier neigt sich dabei manchmal nach vorne.

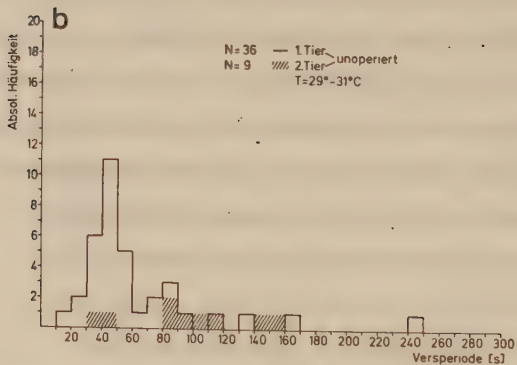
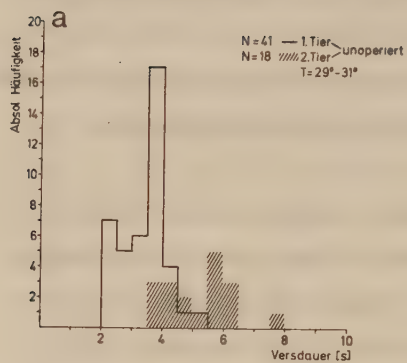


Abb. 3 Histogramm der Versdauern (a) und Versperioden (b) von zwei verschiedenen Tieren, die in der Arena eine hohe Frequenz von gewöhnlichen Gesängen zeigten.

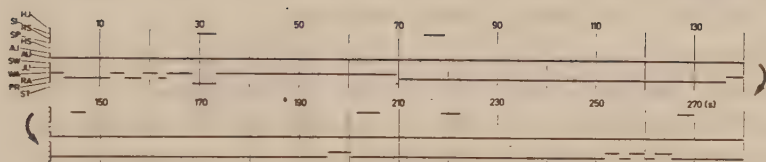


Abb. 4 Partitur mit gewöhnlichem Gesang (αG):

Für den gG sind einzelne Verse (SI), um die Lokomotion (WA) gruppiert ist, typisch. Die Antennen sind erhoben.

Zeilenbezeichnung und Erklärung siehe Abb. 5.

Abb. 5 Partituren des Werbegesangs und Umrißzeichnungen aus Untereinheiten.

Auftreten und Dauer der Bewegungen und Positionen von Körperanhängen sind durch Linien in den jeweiligen Zeilen angegeben.

- a Werbegesang eines unoperierten Tiers. Erst orientiert sich das Männchen vor dem Weibchen (WA). Der Werbegesang beginnt mit Untereinheit 1 (UE 1; HS), der UE 2 (AJ und HJ) und UE 3 (SI) folgt, also einer kompletten Werbeeinheit (WE), die dann mehrere Male wiederholt wird. Der Beginn der UEn 1-3 ist an der 5. WE durch Pfeile angezeigt.
- b Werbegesang eines operierten Tieres (OV5) ohne elektrische Reizung. Der erste Vers (bei $t=8$ s) ist die Antwort auf einen Weibchengesang. Nach der Orientierung ($t=20$ s) (WA), Beginn des Werbegesangs mit vollständiger Werbeeinheit. Der Pfeil gibt den Zeitpunkt des Anspruchs auf das Weibchen, der aus der UE 2 (AJ, HJ) erfolgt, aber nicht zur Kopulation, sondern zur Fortsetzung des Werbegesangs mit UE 3 (SI) führt.
- c Umrißzeichnung aus der UE 2, die das Hochreißen der Hinterbeine (HJ) und das gleichzeitige Abwärts-Schleudern (AJ) der zuvor erhobenen Antennen (AU) zeigt ($t=0,2-0,4$ s). In der höchsten Stellung können sich die Tibien öffnen, dann folgen vibrierende Hinterbeinbewegungen ($t=0,8$ s; Doppelpfeil), denen sich ein nächstes Schleudern anschließen kann. Bei der ausgeprägten Ausführung ist die Körperlängsachse abgesenkt.
- d Umrißzeichnung aus der UE 3, zeigt das Tier in Singstellung mit stridulierenden Hinterbeinen (Doppelpfeil). Die Antennen pendeln langsam in der für UE 3 typischen Weise. (Pfeile).
- c und d wurden nach Einzelbildern zum Zeitpunkt t einer Videoaufzeichnung erstellt. Aus der Strichcodierung sind Reihenfolge und Intervalle abzulesen.

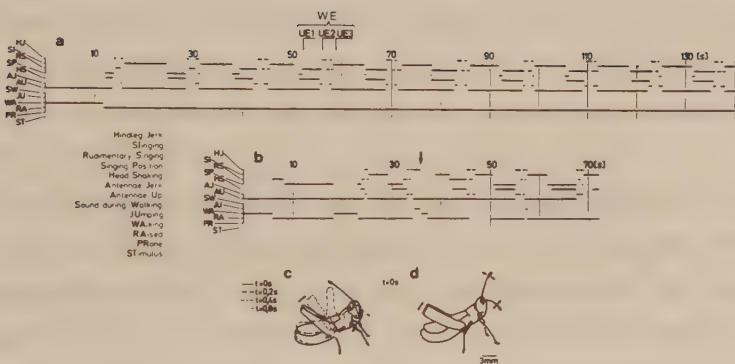


Abb. 5 (Legende siehe gegenüberliegende Seite)

UE 3 stellt einen Vers (singing) dar, der von einem klein-amplitudigen Schwingen der Antennen begleitet wird (Abb. 5d). Die Dauer der oft vielfach wiederholten Werbeeinheit liegt bei 30° C in der Größenordnung von 10 s (Elsner, 1968; Elsner & Huber, 1969).

Aus der UE 2 folgt, manchmal vorbereitet durch Betasten des Weibchens mit den Vorderbeinen oder durch kurze Sprünge (jumping), der lauthafte Ansprung auf das Weibchen (jumping).

Mit dem "Aufzucken" bezeichnet man eine ruckartige Hochbewegung entweder nur der Hinterbeine (hindleg jerking) oder des ganzen Körpers (jumping), wobei die Antennen ruhig bleiben. Es kann bei Störungen aber auch während der Kopulation auftreten, dann aber oft mit steil nach vorne hochgestellten Antennen, die mitzucken.

Das Hintertibienausschnellen (hindleg jerking) wird zur Kotentfernung oder als gezielte Abwehrbewegung genutzt, wobei die Tibien kraftvoller und über einen größeren Winkel abgeschleudert werden, als bei der UE 2.

Zwischen der UE 2, dem eigentlichen Anspringen, dem Aufzucken und dem Hintertibienausschnellen gibt es auch Übergangsformen, die manchmal eine eindeutige Zuordnung erschweren.

In seltenen Fällen sind auch Übergangsformen zwischen gG und WG zu beobachten. So werden z.B. UEn 2 zwischen einzelne Verse eingestreut oder es tritt Kopfschütteln vor einem Vers auf. In beiden Fällen sind die Gesänge nicht dicht gereiht; sie lassen auch keine Orientierung zum Weibchen erkennen, woraus zu schließen ist, daß es sich um gG handelt.

Die Zwischengesangs- und Ansprungslaute, die Störlaute und die schon zu Beginn abgebrochenen Verse werden in dieser Arbeit als rudimentäre Stridulation (rudimentary singing) zusammengefasst. Dagegen werden in der Partitur die Nachstrich- oder Suchlaute (sound during walking) gesondert aufgeführt. Es handelt sich um lauthafte Aufabstriche der Hinterbeine, die das Männchen beim suchenden Verfolgen des Weibchens produziert, besonders dann, wenn der WG eingeleitet wird oder unterbrochen wurde.

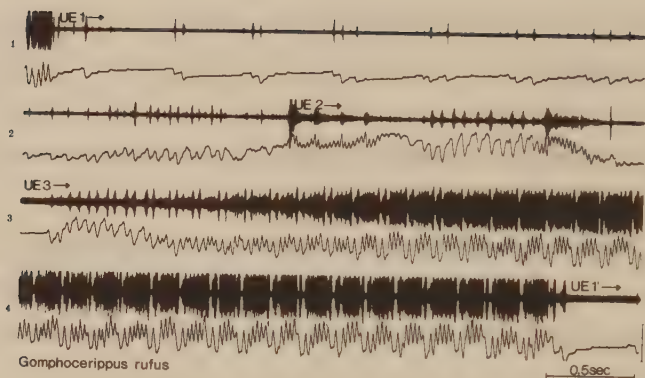


Abb. 6 Vollständige Werbeinheit von G.rufus.

Aufzeichnung des Laut- (obere Spuren) und Bewegungsmusters des rechten Hinterbeins (untere Spuren); letzteres durch einen Hallgenerator. Vertikale Kalibrierung: 3 mm.

(aus Elsner, 1974)

II. Reizversuche am freibeweglichen Tier

Von insgesamt 44 Heuschrecken mit chronisch implantierten Metallelektroden zeigten 6 Gesang mit Elementen der UEn 1 und 2. 5 Tiere zeigten Gesang ohne Elemente des WG. Obgleich die Reizeffekte bei keinem dieser Tiere mit denen eines anderen vollständig deckungsgleich waren, gibt es dennoch gewisse Übereinstimmungen.

1. Auslösbarkeit von Elementen des Werbegesanges mit periodischer Wiederholung

Versuch OV5: Bei diesem Männchen konnte eine Folge von WEn mit jeweils allen UEn in der richtigen Reihenfolge ausgelöst werden (Abb. 7a). Das Tier befand sich vor der Reizung in der Ruhestellung; die Antennen waren gesenkt. Noch in dieser Stellung begann es wenige Sekunden nach Reizbeginn mit der UE 3, dem Singen. Ihr folgte eine zweite UE 3, dazu kam Kopfschütteln (UE 1). Im weiteren Verlauf der Reizung wurde UE 2 hinzugefügt. Mittlerweile hatte sich das Männchen erhoben und die Antennen aufgestellt. Während der Stridulation vibrieren sie, pendelten jedoch nicht hin und her wie beim normalen WG.

Erst nach 70 s Reizdauer war die erste WE mit der richtigen Reihenfolge der drei UEn erkennbar. Diese Abfolge blieb während der nun folgenden Reizzeit stabil. Nach Reizende wurde die gerade laufende WE noch zu Ende geführt, ehe der WG abbrach. Das Tier verharrte dann einige Zeit am Ort, ging ei-

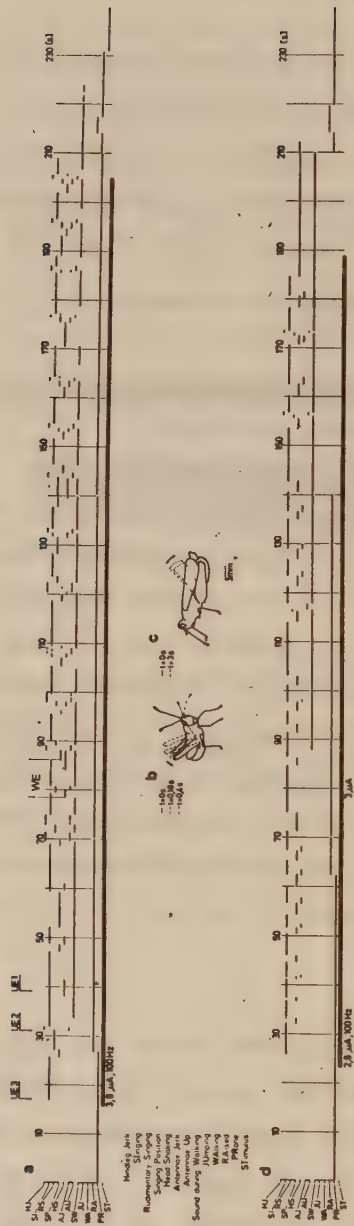


Abb. 7 Partituren von reizausgelösten Werbegesängen und Umrißzeichnungen aus Untereinheiten (UE) (aus OV5).

- a Der allmähliche Aufbau des im Reizversuch mit UE 3 beginnenden Werbegesangs mit teilweise überlangen Gesängen. Die Pfeile weisen auf das erste Auftreten der jeweiligen UEn hin. Die senkrechten Striche neben WE umgrenzen die erste vollständige Werbeeinheit.
- b Umrißzeichnung einer im Vergleich zum Normalverhalten relativ kurzen UE 2 ohne Absenken der Körperlängsachse.
- c Umrißzeichnung aus der ersten UE 3 ($t=0$ entspricht Reizbeginn), die das Tier in liegender Stellung (PR) mit abgesenkten Antennen beginnt (vgl. Abb. 5).
- d Bei schwelennahen Reizstärken tritt die Dominanz der UE 3 deutlicher hervor. Beachte, das hier wie bei a fast vollständige Fehlen von Nacheffekten. (Zeilenbezeichnung im Einschaltbild).

nige Schritte, ehe es wieder die Ruhestellung einnahm.

Bei einem Vergleich mit der natürlichen WE (Abb. 5) fallen als geringfügiger Unterschied nur die verkürzte Dauer und die geringe Bewegungsamplitude der UE 1 und 2 auf (Abb. 7a, b).

Vier charakteristische Eigenschaften lassen sich aus dieser und weiteren Reizungen für OV5 herausarbeiten:

- a) Die natürliche WE tritt nicht von Reizbeginn an mit allen ihren UEn auf, insbesondere auch nicht in der aus dem Normalverhalten bekannten Reihenfolge. Vielmehr beginnt das Männchen mit der UE 3, um dann sukzessive die anderen UEn in der richtigen Reihenfolge einzufügen. Die WE wird also erst allmählich vervollständigt.
- b) Die UE 3 ist im Schwellenbereich, abgesehen von kurz dauerndem Kopfschütteln, der einzige Reizeffekt (Abb. 7d). Erst bei einer geringfügigen Erhöhung der Reizstärke (um $0,2 \mu A$) bilden sich WEn aus.
- c) Als Zeichen einer hohen Zwanghaftigkeit ist zu werten, daß die UE 3 mit kurzer Latenz aus der Ruhestellung auslösbar ist, das Männchen reizkorreliert das Fressen unterbricht und singt, ferner, daß Elemente des WG sogar während der Begattung erzwungen werden können (Abb. 8a). Allerdings ist die Reproduzierbarkeit (siehe S.14) mit 64% vor der Kopulation weit höher als nachher (38%) (Abb. 9a).

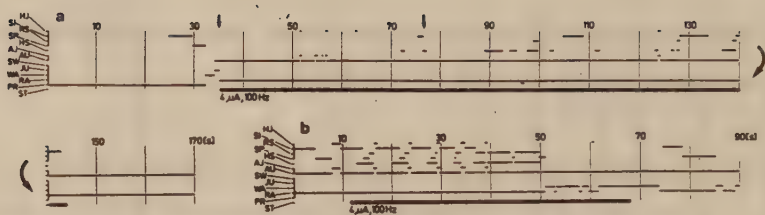


Abb. 8 Partituren von Reizversuchen, die mit der Kopulation (a) und einem spontan begonnenen Werbegesang (b) interferierten.

- a Vor dem Aufsprung (JU), der zur Kopulation (1. Pfeil) führt, antwortet (SI) das Männchen auf den Gesang des Weibchens. Die nach kurzem Kopfschütteln (HS) angefangene Stridulation wird durch eine Abwehrbewegung des Weibchens (2. Pfeil) abgebrochen. Nach längerem Kopfschütteln (HS) singt das kopulierende Männchen schließlich doch drei Verse (SI) zwischen die andere Balzelemente treten (HS, AJ, HJ).
- b Dem Reizbeginn unmittelbar voraus gingen einige spontane Werbeeinheiten (WE), von denen nur eine gezeigt ist. Der Reiz beschleunigt die WEn, bis das Tier nur mehr mit dem Kopf schüttelt (HS) und schließlich wegdreht (WA). Dem Reizende folgt ein Gesang (SI).

d) Aus dieser Zwanghaftigkeit und dem Auftreten von Elementen des WG bei Reizung während der Kopulation, ein im natürlichen Verhalten nie vorkommender Fall, ist auf eine hohe Spezifität der Reizwirkung zu schließen. Ferner fehlen ausgeprägte Nacheffekte..

Versuch OV14: Hier wurde ebenfalls die WE mit der UE 3 begonnen, mit einer Reproduzierbarkeit von 61%. Ihr gingen aber im Unterschied zu OV5 fast immer Aufzucken und/oder Anspringen, zumindest aber ruckweises Gehen voraus (85%). Bei länger als 30 s dauernden Reizungen war aber auch nach dem Aufbau ein Abbau, kenntlich an der Verlängerung der Versperiode, Verkürzung der Versdauer oder am Ausfall von UEn, erkennbar. Versdauer und Versperiode (Abb. 11b, 12a) waren im Vergleich zu OV5 (Abb. 11a, 12b) etwas verkürzt. (Abb. 10a).

Versuch HV7: Auch bei einem dritten Tier war ein allmählicher Aufbau der WEn festzustellen. Wie bei OV5 und HV7 begann es mit der UE 3, zwischen die z.T. ansprungsartige Lokomotion trat. Als Nacheffekt konnten Nachstrichlaute beobachtet werden (Abb. 10b).

2. Auslösbarkeit von Elementen des Werbegesangs ohne periodische Wiederholung

Im Gegensatz zu den ersten drei Versuchen traten bei den folgenden drei im Reizverhalten keine periodischen Veränderungen im Takt des WG auf.

Abb. 9 Reproduzierbarkeit der Stridulation bei Tier OV5 und HV21.

Diese Darstellung gibt einen Überblick über die im jeweiligen Versuch verwendeten Reizstromstärken und die zu den verschiedenen Versuchsstunden erzielten Effekte. Die durch Symbole gekennzeichneten Reizeffekte sind auf die in der Abszisse dargestellte, gerundete Stromstärke bezogen. Die Ordnungszahl stellt die jeweils n-te Reizung bei der angegebenen Stromstärke dar. Reizfrequenz war 100 Hz. Zusätzlich kann aus der Dichte und Richtung der Schraffur noch abgelesen werden, zu welcher Stunde innerhalb des Versuchs die Reizung ausgeführt wurde.

- a Bei OV5 führten nahezu alle Reizungen vor der Kopulation (Symbole unter der durchgezogenen Linie) zur Stridulation. Danach wird die Reproduzierbarkeit geringer (ausgefüllte Quadrate sind weniger häufig) und die Schwelle höher. Der Effekt blieb aber während der acht Stunden des Experiments gleich.
- b Bei HV21 trat dagegen ein breites Spektrum von Effekten und Nacheffekten auf.

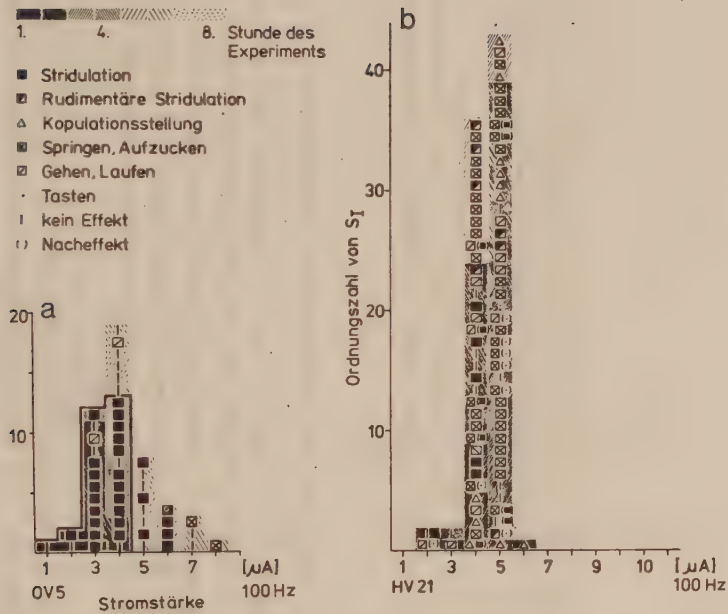


Abb. 9 (Legende siehe gegenüberliegende Seite)

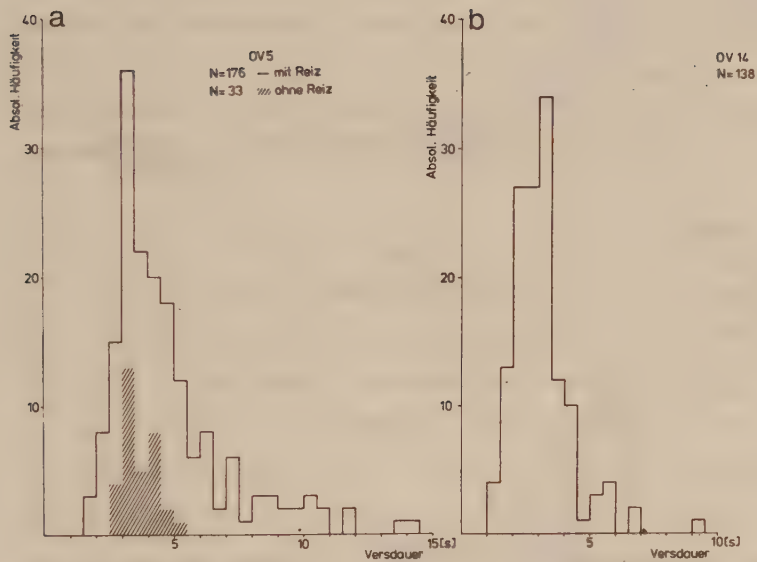


Abb. 11 Histogramm der Versdauern aus Werbegesängen operierter Tiere.

- a Spontan gesungene Verse dauern bei Tier OV5 solange wie reizinduzierte, die wegen den "überlangen Gesängen" (siehe Text) eine breitere Streuung haben.
- b Bei Tier OV14 streuen die meist kürzeren Verse weniger, als bei Tier OV5.

Binbreite: 0,5 s

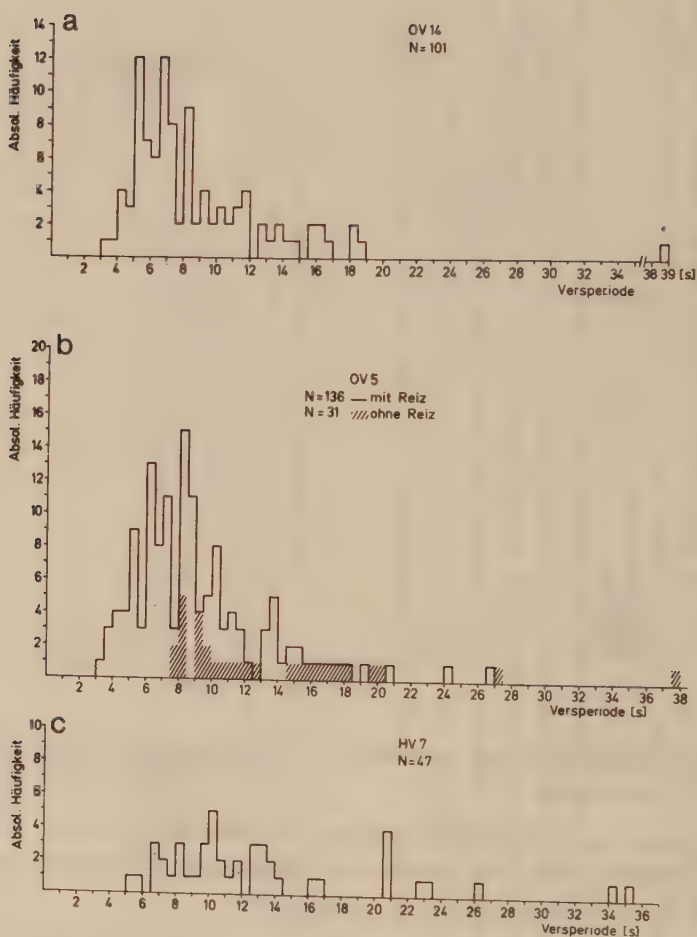


Abb. 12 Histogramm der Versperioden von drei Versuchen mit periodischem Auftreten der Stridulation.

Die Maxima der Verteilungen liegen im Bereich der Dauern von spontan gesungenen Werbeeinheiten. Bin-Breite: 0,5 s.

a Kurze Perioden bei Tier OV14.

b Bei Tier OV5 können reizinduzierte Versperioden auch deutlich kürzer sein, als spontane Werbeeinheiten desselben Tiers.

c Beim doppelten Wert des ersten Maximums deutet sich ein zweites an (HV7).

Versuch HV19: Hier dominierte während der Reizung ein manches Mal sogar über viele Sekunden anhaltendes Kopf- und Palpenschütteln, ohne Unterbrechung im Takt der WE. Dieses war von Zwischengesangslauten begleitet und wurde bei Auftreten einer UE 3 zuvor beschleunigt. Daher konnte die Bewegung eindeutig als Element der UE 1 identifiziert werden (Abb. 13a). Die UE 2 fehlte vollständig.

Versuch HV21: Bei ihm war und sogar noch deutlicher als bei OV14 und HV7 Aufzucken und Anspringen als Reizeffekt sichtbar. Diese Bewegungen bildeten zusammen mit Tasten durch die Vorderbeine, mit Singen, Einnehmen der Kopulationsstellung und dazwischen mit vollständigen WEN ein breites Spektrum von reizausgelösten Verhalten (Abb. 13b, 9b). Die wenigen eingestreuten WEN waren sofort in der richtigen Reihenfolge ihrer UEN organisiert. Die UE 1 ist dabei sehr kurz, wogegen die UE 2 voll ausgeprägt ist (Abb. 13b). Gegen Ende des Reizexperimentes sang das Tier mehrere Verse "spontan". Stridulation zusammen mit Tasten trat den gesamten Versuch über als Nacheffekt auf.

Versuch OV8: Drei Reizungen führten zu einer klar ausgeformten UE 2. Die ebenfalls wenig reproduzierbaren Stridulationen (Reproduzierbarkeit 24%) wurden nicht schneller als in Abständen von 30 s hintereinander gesungen. Daher handelt es sich hier nicht um WG, sondern um seltenen gG mit Elementen aus dem WG. Im Nacheffekt kam es zu Stridulationen und Nachstrichlauten.

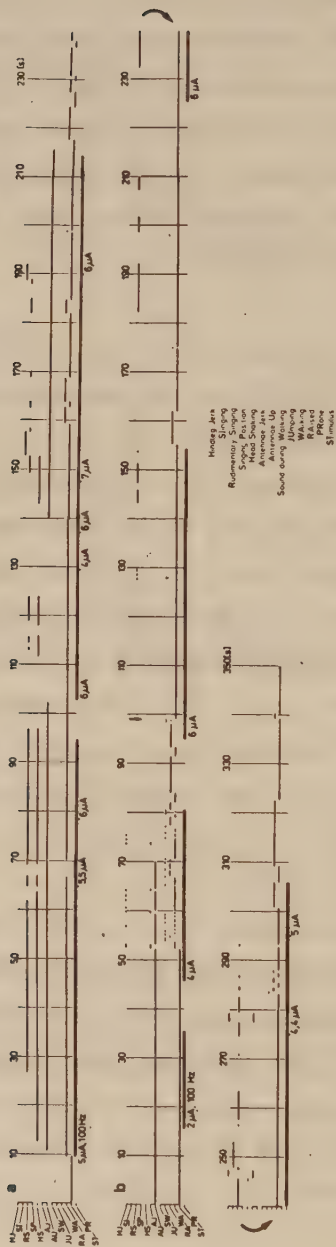


Abb. 13 Partituren von Versuchen, in denen Elemente des Werbegesangs ohne Periodizität auftraten.

- a Bei Tier HV19 herrscht langanhaltendes Kopfschütteln (HS) mit rudimentärer Stridulation. (RS) vor.
- b Bei Tier HV21 sind verschiedene motorische Muster auslösbar. Besonders auffällig war eine an-
sprungartige, z.T. lauthafte Lokomotion (4 μ A). Bei gleichbleibender Reizstärke (6 μ A) können
einmal Kopulationsstellung des Abdomens (Beginn bei Pfeil, anhaltend bis Reizende), dann aber
auch einzelne komplette Werbeeinheiten (um $t = 250$ s) und Untereinheiten 2 ($t = 278$ s) (AJ, HJ) auf-
treten. Langanhaltende rudimentäre Stridulation im Nacheffekt.

Immer dann, wenn das Männchen während der Hirnreizung mit der UE 3 beginnt, ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß sich schließlich eine vollständige WE ausbildet (OV5, OV14, HV7). Dominieren die UE 1 oder 2, oder handelt es sich deutlich um Übergänge zwischen gG und WG, so fehlt der allmähliche Ausbau zu einer WE.

Schließlich lassen sich zwei Gruppen von Reizeffekten gegenüberstellen: Solche mit einem engen Bewegungsrepertoire, grosser Zwanghaftigkeit und geringen Nachwirkungen nach Reizende (OV5, HV19) und die anderen Versuche mit weit größerem Bewegungsrepertoire, geringerer Zwanghaftigkeit und eine Anzahl verschiedener Nacheffekte.

3. Hinweise auf einen Taktgeber für Werbeeinheiten

Die bei schwelennaher Reizung beobachtete dichte Reihung von UEn 3 bei den Tieren OV5, OV14, HV 7 ist besonders auffällig, da eine solche Folge keine Entsprechung im Normalverhalten hat. Besonders klar zeigen die UEn 3 bei Tier HV7 ein Maximum der Periodizität von etwas über 10 s, wie es für den WG typisch ist (Abb. 12c). Auch die Andeutung eines zweiten Maximums bei der doppelten Periode ist auffällig.

Zumindest für Tier OV5 gibt es keine Hinweise dafür, daß die rasche Folge der UEn 3 auf eine allgemeine und durch die Reizung bedingte Erregungsteigerung im ZNS zurückzuführen ist, denn das Tier sang aus der Ruhestellung, sogar im Liegen und mit abgesenkten Antennen, und nahm nach Reizende diese Stel-

lung wieder ein (Abb. 7a, c). Diese Befunde passen vielmehr zu der Hypothese, daß durch die Reizung im Gehirn ein Zeitgeber mit einer Periode um 0,1 Hz angeregt wird. Die UE 3 scheint besonders eng angekoppelt zu sein. Über den neuronalen Mechanismus des Zeitgeberprozesses kann keine Aussage gemacht werden. Der Begriff wird nur benutzt, um einen rein interneuralen Vorgang anzusprechen, der das Zeitmuster des WG vorgibt, ohne daß er in all seinen Teilen als Verhalten sichtbar wird.

Gibt es Hinweise, die diese Annahme stützen? Es sollte eine Beschleunigung des Zeitgebers und damit der Folge von UE 3 möglich sein. Tier OV5 gibt dazu zwei Hinweise: Erstens treten bei ihm Perioden von Reizgesängen auf, die deutlich kürzer sind, als die Werte der spontanen WEn desselben Tieres (Abb. 12b). Zweitens war bei einer Reizung bei OV5 die Beschleunigung einer spontan begonnenen Serie von WEn bis hin zum Abbruch durch interferierende Reizung möglich (Abb. 8b).

Aus Messungen von Elsner (1968) geht hervor, daß der zeitmäßige Anteil der einzelnen UEn auch bei höherer Temperatur und den dadurch bedingten kürzeren WEn konstant bleibt (Anteil von UE 3 entspricht 43%). Da die Stridulation als gg unabhängig von WG auftritt, hat der die Verslänge bestimmende Prozeß, eine gewisse Unabhängigkeit vom postulierten Zeitgeber für WEn. Damit sollten aus einer einseitigen Beeinflussung des Zeitgebers durch Hirnreizung Störungen bei der Anpassung vom Takt der WE und Verslänge der UE 3 resultieren. Diese konnten in der Tat bei Tier OV5 in überlangen Gesängen

nachgewiesen werden, die sogar bei höheren Reizstärken periodisch wiederkehrten. Abb. 14a zeigt den Verlauf von Gesangsdauern aufeinanderfolgender WEn vom Beginn bis zum Abbruch spontan angefangener Werbegesänge. Die erste UE 3 ist manchmal verlängert, ansonsten schwanken die Dauern nur wenig. Im Vergleich dazu ist die Verlängerung der ersten UE 3 bei Reizstärken $< 3 \mu\text{A}$ (Abb. 14b) bereits sehr deutlich, stabilisiert sich dann aber rasch. Bei Reizstärken $\geq 3 \mu\text{A}$ (Abb. 14c) folgen dem ersten überlangen Gesang weitere im Wechsel mit kürzeren. Allerdings vermindern sich auch hier schließlich die Schwankungen. Die ersten Intervalle zwischen den Gesängen (Dauer von wirklicher oder präsumptiver UE 1 und 2) bei Reizungen $\geq 3 \mu\text{A}$ (Abb. 15c) sind zwar auch erheblich länger, als bei spontan angefangenen Balzen (Abb. 15a), aber ansonsten sind die Schwankungen durchaus vergleichbar. Verglichen mit den Schwankungen der Gesangsdauern sind die der Intervalle aber eindeutig geringer. Die überlangen Gesänge könnten durch den Start einer neuen UE 3 vor dem Ende der vorherigen verursacht sein; eine Vermutung, die durch das Auftauchen von Kopfschütteln mitten in extrem langen Gesängen gestützt wird (Abb. 7a).

4. Verhalten und Reizeffekte in Gegenwart des Weibchens

Nur sehr vereinzelt wurden bislang die Reizeffekte in Gegenwart des Artgenossen und Geschlechtspartners geprüft. Der Grund dafür liegt darin, daß für solche Untersuchungen erstens eine genügende Anzahl von Männchen mit gleichen oder

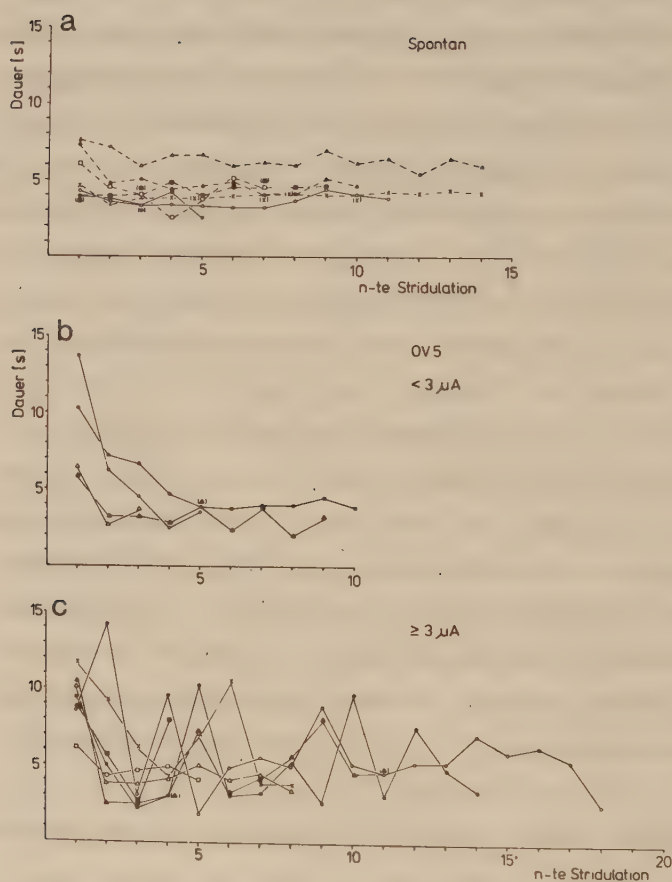


Abb. 14 Sequentielles Histogramm der Versdauern.

Der erste Wert entspricht dem ersten Vers einer ununterbrochenen Reihe von Werbeinheiten. Die Werte einer solchen Reihe sind durch die gleichen Symbole markiert und mit durchgezogenen (von Tier OV5) oder gestrichelten Linien (unoperiertes Tier) verbunden.

Spontane (a) und reizinduzierte Werbeinheiten mit niedrigerer (b) und höherer (c) Stromstärke zeichnen sich durch eine in dieser Reihenfolge zunehmenden Neigung zu Schwankungen aus.

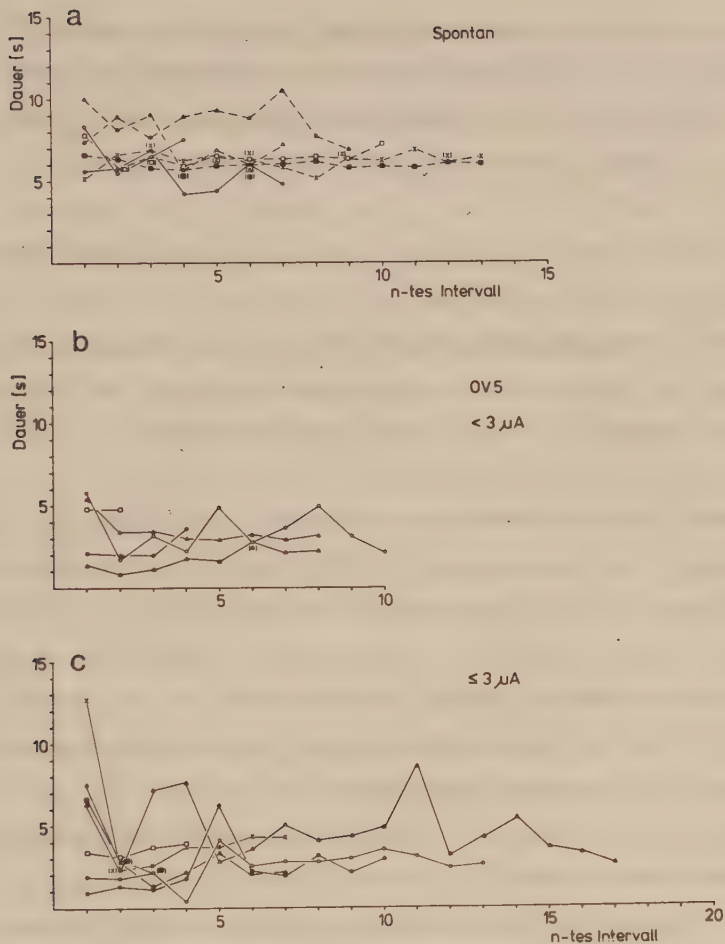


Abb. 15 Sequentielles Histogramm von Intervallen zwischen den in Abb. 14 dargestellten Versen.
(siehe dort auch Zeichenerklärung)

Gegenüber spontan auftretenden Werbegesängen (a) ist bei den reizausgelösten (b, c) keine Zunahme der Schwankungen auffällig.

ähnlichen Reizeffekten vorgegeben sein muß und zweitens Reizversuche bei Konfrontation mit dem Weibchen wegen der Vielfalt der möglichen Interaktionen sehr lange dauern. Auch in dieser Arbeit werden nur wenige Befunde mitgeteilt.

Freibewegliche Männchen mit chronisch implantierten Elektroden aber ohne Reizung zeigten in Gegenwart des Weibchens das gesamte Verhaltensrepertoire (Abb. 5b, 8). Damit ist gezeigt, daß die Implantation der Elektroden den Ablauf des natürlichen Verhaltens in der Regel nicht beeinflußt.

Werden solche Männchen in Gegenwart des Weibchens elektrisch gereizt, so kann sich der Effekt ändern. Dazu die folgenden Beispiele: Im Versuch OV14, wo das isoliert gereizte Männchen immer Ansprungsverhalten vor der ersten Stridulation zeigte, unterblieb die Lokomotion in drei Fällen, wo es in Fühlerreichweite vor dem Weibchen saß. In der gleichen Situation begann ein anderes Männchen (OV5) die Werbeeinheit gemäß der natürlichen Abfolge mit Kopfschütteln (UE 1), während es, isoliert gereizt, immer mit der UE 3 startete. Auch die Fortsetzung des Werbegesangs über das Reizende hinaus ist nur im Beisein eines Weibchens beobachtet worden. Besonders wichtig für den Vergleich mit natürlichem Verhalten ist die Beobachtung, daß bei Anwesenheit des Weibchens das hirnelektrodeninduzierte Werbeverhalten gerichtet auf das Weibchen ausgeführt wird. Wehrt dieses ab, so läuft der Werbegesang weiter, nun aber ohne Orientierung.

Es sei ausdrücklich vermerkt, daß ungereizte Männchen ohne ein Weibchen in der Arena außer gelegentlichem Fressen, Putzen und geringer Lokomotion kaum aktiv sind, sondern meist ruhig sitzen. Spontan gesungene Verse sind dementsprechend selten. Somit sind die Reizeffekte klar erkennbar.

5. Auslösbarkeit des gewöhnlichen Gesanges (gG)

Der gG der Heuschrecke G. rufus ist kaum unterscheidbar von der isolierten UE 3 des Werbegesanges. Auch in seiner Dauer stimmt er in etwa mit dieser überein. Ihm fehlen aber Elemente der UE 1 und UE 2. Im natürlichen Verhalten geht häufig dem gG Lokomotion voraus bzw. folgt ihm nach (Abb.4).

Durch Hirnreizung konnte bei insgesamt 5 Männchen eine Stridulation ohne Elemente des Werbegesangs ausgelöst werden, die damit dem Erscheinungsbild nach dem gG entsprach. Mit größter Reproduzierbarkeit war gG bei Tier HV 3 zu erzielen (57%). Deshalb wird dieses Tier als Beispiel gewählt für eine ausführlichere Beschreibung des Effektes, der sich dann der Vergleich mit den anderen Männchen (OV 15, OV 16, HV 20, HV 25) anschließt.

Die bei diesen Versuchen teilweise geringe Reproduzierbarkeit (23 - 47%, bzw. 57%), trotz des streng reizkorrelierten Auftretens der Stridulation mag auf Schwankungen des Erregungsgrades zurückzuführen sein, deren Ursachen wir im einzelnen noch nicht kennen. Diese Bedingungen mögen auch

dafür verantwortlich sein, daß bei den Tieren HV 3, OV 15, HV 20 und HV 25 der gG als Antwort auf jede Reizung nur in bestimmten Phasen während des Versuches auftrat. Solche Phasen lagen entweder in der Mitte des Versuches (z.B. bei den Tieren OV 15, HV 20, HV 25) oder am Anfang und Ende (HV 3, Abb. 16b). Natürlich kann dabei nicht ausgeschlossen werden, daß sich die Elektrodenlage im Gehirn geringfügig verschoben hat. Dagegen spricht, daß bei OV 15 die gleichen lokomotorischen Reizeffekte während des gesamten Versuches beibehalten wurden und das Tier einen spontanen gG ausführte, bevor er durch die Reizung auslösbar war, und bei Tier HV 3 auch in einer Versuchsphase, wo Gesang an sich auslösbar war, dieser unterblieb, wenn die Reizungen zu schnell aufeinanderfolgten (Abb. 17a). Die für den gG im Normalverhalten typische Lokomotion trat auch in den Reizgesängen der Tiere HV 3, OV 15 und HV 25 auf. In der Arena wurden dabei häufig Drehbewegungen beobachtet. Bei Tier OV 16 folgten der reizausgelösten Stridulation die Lokomotion, ferner Putzen und Fressen; bei Tier HV 20 war aber nach dem Vers nur noch ansatzweise Stridulation zu sehen, während die Lokomotion erst im Nacheffekt auftrat.

Wurden länger dauernde Reize unveränderter Stromstärke geboten, so waren innerhalb einer einzigen Reizung bei Tier HV 3 bis zu zwei Verse auslösbar, zwischen denen das Tier Lokomotion zeigte (Abb. 18a). Bei Tier OV 15 wurden bis zu 5 Gesänge während einer Reizung vorgetragen (Abb. 18c, 17b), dabei waren aber die Abstände zwischen einzelnen Versen erheblich kürzer als im normalen gG (Abb. 17, 19).

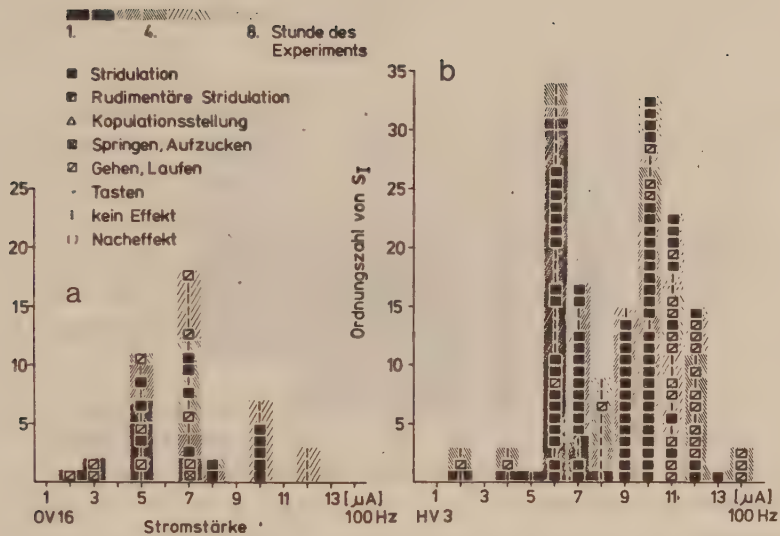


Abb. 16 Reproduzierbarkeit des gewöhnlichen Gesangs.

(Zeichenerklärung bei Abb. 9)

- a Geringe Reproduzierbarkeit während des ganzen Experiments bei Tier OV16.
- b Hohe Reproduzierbarkeit bei Tier HV3, die in der 4. bis 6. Stunde des Versuchs vorübergehend vermindert ist.

Abb. 17 Zeitreihen, in denen gegen die Zeit (x-Achse) die Reizstärke (negative y-Achse), Reizdauer (Balkenbreite) sowie Gesangsdauern (positive y-Achse) und Latenz des ersten Gesangs (z-Achse) aufgetragen sind.

- a Eine dichte Folge von Reizungen verlängerte die Latenzen bei Tier HV3, bis die Stridulation ganz ausblieb. Der Effekt trat nach einer Reizpause oder, wenn die Reizstärke erhöht wurde, wieder auf.
- b Bei Tier OV15 stellt sich für eine Reizstärke von 5 μ A eine Latenz von etwa 2 s ein. Nach wiederholten Reizungen striduliert das Tier im Nacheffekt (gestrichelte Linien in positiver y-Achse).

Die Reizstärke hat keinen erkennbaren Einfluß auf die Versdauer. Es war eindeutig immer gewöhnlicher Gesang.

- c Spontane gewöhnliche Gesänge treten auch bei großer Singbereitschaft nicht in so dichter Folge auf (nur Gesangseinsatz in der Zeitachse gezeigt).

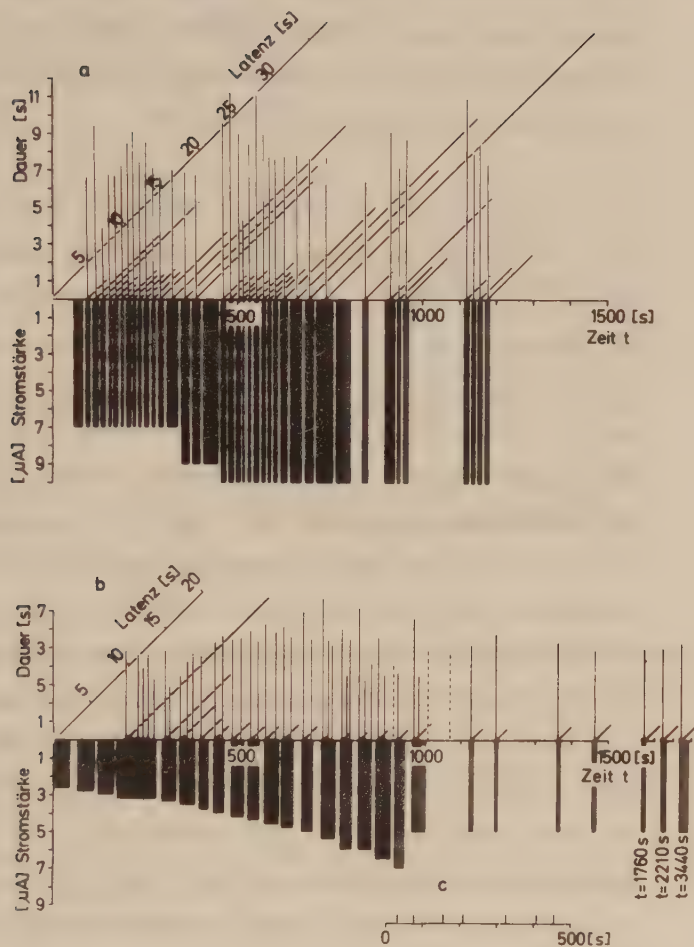


Abb. 17 (Legende siehe gegenüberliegende Seite)

Bei wiederholter Reizung mit allmählich ansteigender Stromstärke wurde die Latenzzeit verkürzt (Abb. 17b). Als anderes Extrem, gezeigt für Tier OV 16 (Abb. 18b) und HV 20, trat pro Reizung nur eine Stridulation auf.

Die Habituation auf einen länger dauernden Reiz ist bei Tier OV 16 hoch, da andere Verhaltensweisen einer Stridulation folgen können, während sie bei den Tieren OV 15 und HV 3 gering ist, da ja mehrere Verse hintereinander folgen.

Obgleich bei Tier OV 15 die Gesänge nahezu in der Rate der UE 3 im Werbegesang wiederholt wurden, fehlten Elemente der UE 1 und 2. Bei den Tieren HV 3 und OV 16 tauchten jeweils zu Beginn des Gesanges in Andeutung Kopfschüttel- und Palpenbewegungen auf, doch sind diese auch bei erregten Männchen zu Beginn des natürlichen gG gelegentlich zu beobachten.

Die bei Tier HV 3 zweimal registrierte UE 2 könnte, wenn dies auch sehr selten im Normalverhalten beobachtet wird, auf das inzwischen zugesetzte Weibchen zurückzuführen sein. Da gerade noch überschwellige Stromstärken bei Tier OV 5, bei dem ansonsten Werbegesang auszulösen war, nur zu einer einzigen UE 3 führten, scheint es Übergänge zwischen gG und Werbegesang zu geben. Sie machen eine Trennung der Reizeffekte nach einem einzigen Kriterium (z.B. Periodenlänge zwischen aufeinanderfolgenden Gesängen oder Auftreten von Bewegungselementen der UE.1 oder 2) schwierig, wenn nicht gar unmöglich.

Die über den gesamten Reizversuch geringe Reproduzierbarkeit

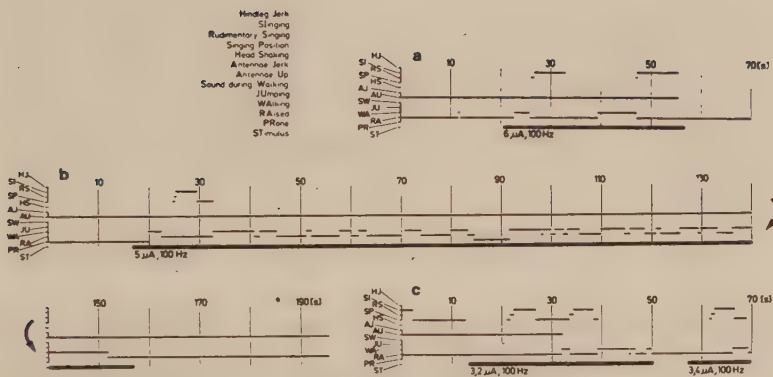


Abb. 18 Partituren von reizausgelösten gewöhnlichen Gesängen.

- a Trotzdem das Tier an der Arenawand klettert, singt es während der Reizung zweimal (Tier HV3).
- b Für Tier OV16 war ein einziger Vers pro Reizung typisch, im Gegensatz zu
- c Tier OV15, wo die Versperiode in der Größenordnung der Dauer der Werbeeinheit lag, ohne daß Anzeichen von Untereinheit 1 oder 2 erkennbar waren.

Neben dem Gesang ist in allen Beispielen immer Lokomotion zu beobachten.

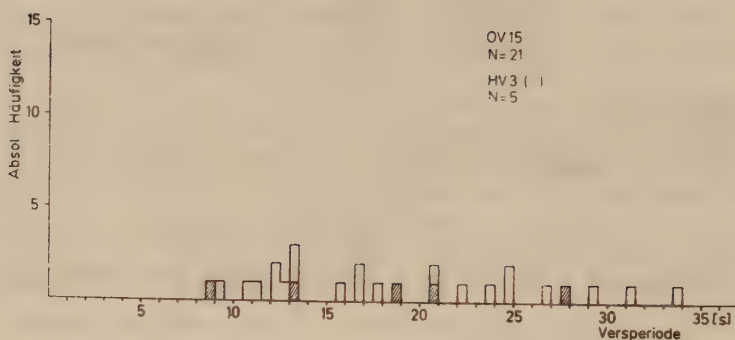


Abb. 19 Versperioden des reizausgelösten gewöhnlichen Gesangs.

Bei zwei Versuchen (Tier OV15, Tier HV3) war der gewöhnliche Gesang mit einer verglichen zum Normalverhalten (vgl. Abb. 3b) kürzeren Versperiode auslösbar. Die Verteilung unterscheidet sich jedoch noch deutlich von den Versperioden beim Werbe-
sang, mit denen sie teilweise überlappt.

und die starke Habituation des Effektes bei Tier OV 16 mag ihre Ursache darin haben, daß der Reizpunkt näher der sensorischen Eingangsseite liegt. Die phasenweise hohe Reproduzierbarkeit und die Wiederholung des Gesanges innerhalb einer kontinuierlichen Reizung, wie sie bei den Tieren HV 3 und OV 15 erkennbar wurden, lassen vermuten, daß hier Substrate angeregt worden sind, die eine direktere Beziehung zur Motorik haben.

6. Reizeffekte ohne akustische Komponenten

Reizeffekte ohne akustische Komponenten während der Reizung selbst wurden bei insgesamt 22 Tieren beobachtet. Sie lassen sich in vier Gruppen gliedern:

Bei der ersten Gruppe (Tiere HV 13 und HV 23) kann die ausgelöste Lokomotion dem Sexualverhalten zugeordnet werden. Tier HV 23 beantwortete den Hirnreiz mit einer Drehbewegung nach links, die manches Mal von lauthaften Hinterbeinbewegungen begleitet wurde, dazu kam der Absprung (100%). Nach Reizende folgte eine Bewegungspause, ehe dann gelegentlich ein Vers gesungen wurde (20%) oder Nachstrichlaute auftraten (28%) (Abb. 20a, 21b). Tier 13 (Abb. 20b) zeigte mit ansteigender Stromstärke zunächst kontinuierliches Laufen, das dann in ruckweise Gehbewegungen überging. Der es teilweise begleitende Seitwärtsgang ist ein charakteristisches Element der Balz. Bei noch höheren Stromstärken wurden kurze Sprünge ausgelöst. Diese Sprünge waren, sobald ein Weibchen zugesetzt wurde, auch auf dieses ge-

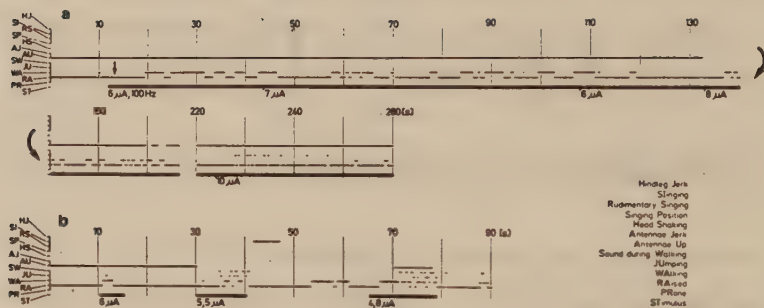


Abb. 20 Partituren von Versuchen mit ruckweiser Lokomotion und Anzeichen von Sexualverhalten als Effekt.

- a** Kurz nach Reizbeginn beendet das Tier HV13 das Fressen (Pfeil). Bald danach folgen Lokomotionsphasen (WA), die mit steigender Stromstärke kürzer und ruckartiger werden, bis sie schließlich in eine Serie von Absprüngen (JU) münden.
- b** Ein anderes Versuchstier (HV23) antwortete auf den Reiz mit von kurzen Pausen unterbrochenem Gehen (WA) und Sprüngen (JU), sowie mit Nachstrichlauten (SW). Im Nacheffekt stridulierte (SI) es manchmal.

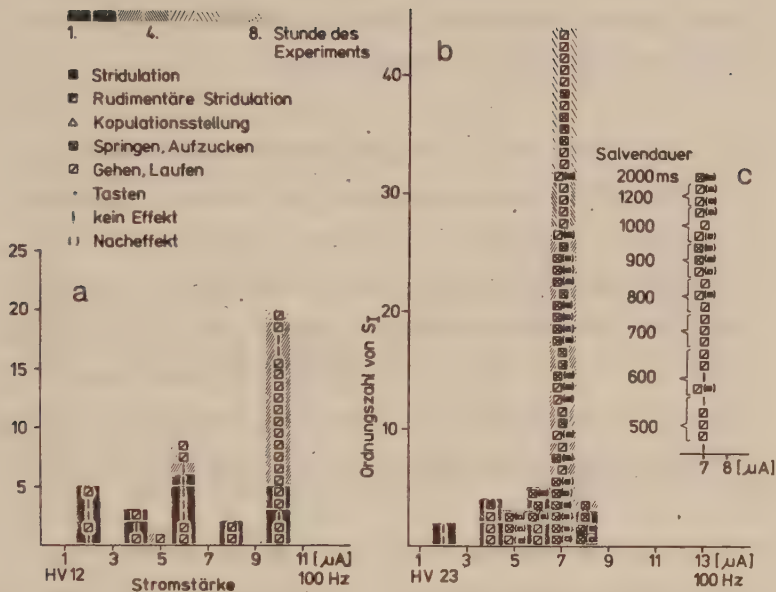


Abb. 21 Reproduzierbarkeit von Lokomotion.

- a Bei Tier HV12 blieb der Effekt über einen weiten Bereich von Stromstärken der gleiche.
- b Sehr hohe Reproduzierbarkeit, sowie ausgeprägte Nacheffekte zeichnen Versuch HV23 aus.
- c Bereits Reizsalven von 500 ms Dauer zwingen das Tier HV23 zum Gehen, längere auch zum Springen.

richtet. Deshalb deute ich sie als dem Kopulationsverhalten zugehörig. Erstaunlicherweise konnten hier trotz hoher Reproduzierbarkeit (82%) der Effekte, Stromstärken mit 10 μ A wirkungslos bleiben.

Die zur zweiten Gruppe zusammengefaßten Tiere (HV8, OV4, OV7, HV2, HV17) äußerten während der Reizung "ruckweise Lokomotion", entweder in der Form von durch kurze Pausen unterbrochenem Laufen (HV8) oder als Folge von Aufzucken (OV4). Bei höheren Stromstärken konnte Springen ausgelöst werden (OV4, OV7, HV2, HV17). Bei HV2 und HV17 waren zudem rasche Bewegungen der Palpen, ein Anzeichen von Erregtheit, zu registrieren. (Abb. 22a).

Bei der dritten Gruppe führte die Reizung zu einer kontinuierlichen Drehbewegung (OV6, HV12, HV24; Abb. 22b), die bei Tier OV11 auch mit Rückwärtsgehen kombiniert war. Tier OV10 zeigte gegen Ende des Reizversuches im Nacheffekt heftige Lokomotion und Stridulation. Tier KV2 zeigte während der Reizung im gehalterten Zustand Abwehr- bzw. Anspringbewegungen der Hinterbeine und Antennen, freibeweglich in der Arena aber Rückwärtsgehen.

Bei der vierten Gruppe war es unmöglich, irgendein Offertverhalten als Effekt zu charakterisieren, da überhaupt keine oder in keiner Weise reproduzierbare Verhaltensreaktionen auf den Reiz hin sichtbar wurden (OV17, HV4, HV5, HV6, HV9, HV14, HV26), außer geringsten Anzeichen von Lokomotion (HV10) oder die Beendigung von Strampelbewegungen durch den Reiz (HV11).



Abb. 22 Partituren von Reizversuchen mit ruckweiser (a; Tier HV17) und kontinuierlicher, meist kreisender Lokomotion (WA) (b; Tier HV12).

III. Reizversuche mit gehalterten Tieren

Wie bereits beschrieben, waren diese Tiere am Kopf und Thorax festgelegt, konnten aber die Körpergliedmaßen bewegen. Die Versuche sollten Aufschluß geben, ob unter diesen Bedingungen Reizeffekte auftreten, die dem natürlichen Verhalten zuordbar sind.

1. Stridulation als Reizeffekt

Von insgesamt 26 gehalterten Tieren gelang es bei 5, den Gesang auszulösen. Bei dem Tier HV18 (Reizung über Metall-elektroden) und dem Tier MV10a (Reizung über Semi-Mikro-elektroden) traten zusätzlich zum Gesang (UE3) auch Elemente der UE1 und 2 auf (Abb. 23a). Damit ist bewiesen, daß der Hirnreiz selbst unter sehr eingeschränkten Bedingungen komplexes akustisches Verhalten induzieren kann. Tier HV18 reagierte auf den Reiz zunächst mit Ruhigstellen der Gliedmaßen, nahm dann die Singstellung ein und begann mit deutlich sichtbaren, langanhaltenden und gegen Ende der Folge beschleunigten Bewegungen der Palpen, wie sie für die UE1 charakteristisch sind. Die dazugehörigen Kopfschüttelbewegungen fehlten wegen der Halterung des Kopfes (Abb. 23b). Diese Bewegungen waren von Stridulation begleitet. Das Festlegen des Kopfes ist also kein Hindernis für die Auslösung und Koordination der Palpenbewegungen in der UE1.

Bei den ersten Reizungen bei Tier MV10a trat vor die vier

Gesänge einmal eine rudimentäre Stridulation, die aus synchron ausgeführten, zeitlich voneinander getrennten Lautstößen, wie sie für die UE1 charakteristisch sind, bestand. Vor zwei Gesängen lief eine vollausgeprägte UE2 ab und einmal eine rudimentäre Stridulation nach Art der UE1, der eine UE2 folgte (Abb. 24). Die Aufzeichnung der Hinterbeinbewegungen mit einem Thermistor zeigt die von Elsner (1974) mit Hallgeneratoren registrierten typischen Komponenten der WE (Abb. 6, 24): nämlich für die UE1 zweisilbige ein- bis zweimal/s folgende Laute; für die UE2 zweimaliges von höherfrequenten Beinbewegungen begleitetes Hochreißen der Hinterbeine, wobei im Gegensatz zur Hallgeneratorregistrierung hier die große Amplitude des Schleuderns erkennbar wurde. UE3 ist an den zunächst einfachen Aufbewegungen der Hinterschenkel zu erkennen, ehe sich dann Lautgruppen herausbilden, mit dem jeweils deutlich markierten Auf- und Abstrich zu Beginn jeder Schwirrphase (Elsner, 1968). Es ist also möglich, auch beim gehaltenen Tier eine vollständige WE auszulösen. Dabei kann ohne Anzeichen eines allmählichen Aufbaus der WE mit der UE1 oder UE2 begonnen werden.

3 Tiere (VV20, MV13, MV15) beantworteten den Hirnreiz mit gG. Eines von ihnen gehörte zur Art Chorthippus biguttulus. Bei ihm war die Stridulation zwar auslösbar, aber in aufeinanderfolgenden Reizungen nur gering reproduzierbar. Sie war außerdem begleitet von heftigen Abwehrbewegungen der Hinterbeine.

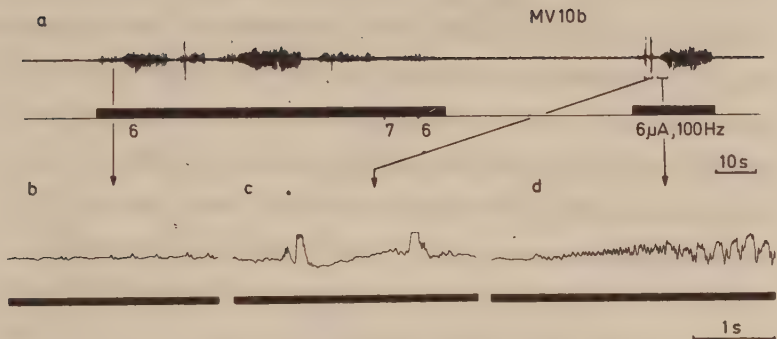


Abb. 24 Thermistoraufzeichnung der Hinterbeinbewegung (obere Spuren) während einer Reizung (untere Spuren) bei MV10a, wo alle Untereinheiten (UE) mit Reizbeginn auftauchen: (a).

Darunter die Details aus Abschnitten, in denen die Beinbewegungen der UE 1 (b), UE 2 (c) und UE 3 (d) entsprechen. Die Schreiberaufzeichnungen sind mit Tusche nachgezogen. Weitere Erklärungen siehe Text.

Bei den beiden Männchen der Art G. rufus (MV13, MV15) konnte der gG mit sehr hoher Reproduzierbarkeit (67 bzw. 87%) (Abb. 25), reizkorreliert und mit geringer Latenz (unter 0,5 ms bei Tier MV15) ausgelöst werden. Das für die Stridulation typische Muster der Hinterbeinbewegungen war auch hier erkennbar (Abb. 26). Die zuletzt genannten Reizversuche wurden mit Semi-Mikroelektroden durchgeführt. Für diese beiden Versuche war bezeichnend, daß bei länger anhaltendem Reiz jeweils nur ein Vers gesungen wurde. Nach Beendigung der Singbewegung verblieben die Hinterbeine entweder in Singstellung oder sie führten Strampel- oder auch "rudimentäre Singbewegungen" aus. Hier würde im natürlichen Verhalten Lokomotion eingebaut werden, die wegen der Halterung der Tiere aber nicht ausgeführt werden konnte. Wurde der Reiz aber unterbrochen, so genügte eine Pause von wenigen Sekunden, um bei erneutem Reiz sofort wieder einen gG-Vers hervorzurufen. Bezeichnend war außerdem die sehr geringe Schwellenstromstärke von 0,6 μ A (MV15) bzw. 3,5 μ A (MV13). Wie später noch erwähnt wird, stimmen nicht nur die Reizeffekte, sondern auch die Reizorte sehr gut überein.

2. Verhalten ohne akustische Komponenten als Reizeffekt

Durch das Festlegen des Tieres sind natürlich seine Bewegungsmöglichkeiten eingeschränkt. Dies gilt es zu berücksichtigen bei der Beschreibung der nachstehenden Befunde.

Von 12 hirngereizten Tieren zeigte eines (MV21; Abb. 23c) Kopulationsbewegungen. Sein Abdomen wurde s-förmig gekrümmt

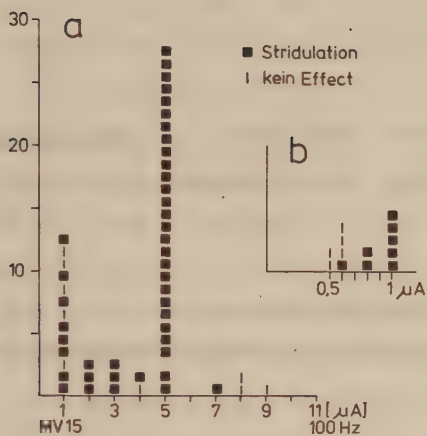


Abb. 25 Reproduzierbarkeit des Gesangs bei Tier MV15.

- a Hohe Reproduzierbarkeit über einen weiten Bereich von Reizamplituden.
- b Gesonderte Darstellung mit kleinerer Bin-Breite ($0,1 \mu\text{A}$) der Reizungen bei $1 \mu\text{A}$. Die Schwelle für die Auslösung der Stridulation liegt bei $0,6 \mu\text{A}$.

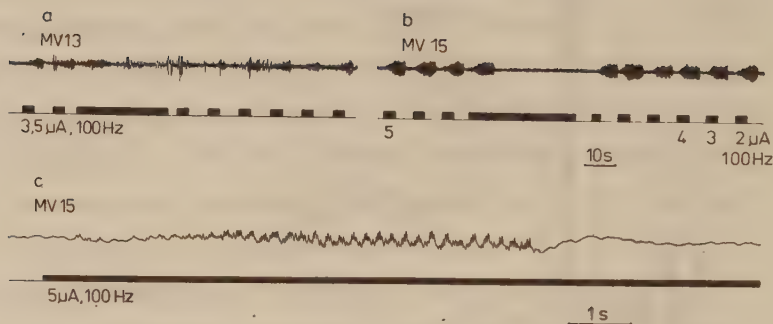


Abb. 26 Thermistoraufzeichnungen von Beinbewegungen (obere Spuren während Reizungen (untere Spuren), die zu gewöhnlichem Gesang führten.

Bei zwei verschieden Versuchen, nämlich MV13 (a) und MV15 (b) war in sehr ähnlicher Weise gewöhnlicher Gesang auslösbar (siehe Text), der auch in der Feinstruktur der Bewegungen (c; aus MV15) dem normalen Gesang entsprach.

Bei MV13 (a) ist die Bewegungsaufzeichnung durch Strampelbewegungen etwas gestört. Nach der längen Reizung blieb der Gesang zweimal aus, da mit Schwellenstromstärke gereizt wurde.

und neben die Flügel gestreckt. Es trat z.T. auch lauthaftes Hinterbeinschleudern auf. Die Sprungbeine blieben nach dem Schleudern oft längere Zeit mit abgespreizten Schienen angehoben. Dagegen fehlte die für die Kopulationsstellung kennzeichnende parallele Haltung der Antennen. Dieser komplexe Reizeffekt war bereits bei einer Stromstärke von $1 - 2 \mu\text{A}$ zu erzielen.

Die Reizeffekte der übrigen 11 Tiere umfaßten Strampelbewegungen mit atypischen Vibrationen der Laufbeine, z.B. des Tarsus (MV19), des linken Hinterbeines (MV20) oder bei der Hinterbeine (MV16; Abb. 27b). Zusätzlich trat bei Tier MV19 Aufzucken auf (Abb. 27c). Andere Tiere zeigten Hinterbeinschleudern als Abwehrbewegung (VV21, KV3a, MV17) oder nur Strampeln (MV3, MV7, MV10b, MV4; Abb. 27a). In der Regel waren die Effekte reizkorreliert und reproduzierbar (MV19, MV20, MV4, KV3a, VV21).

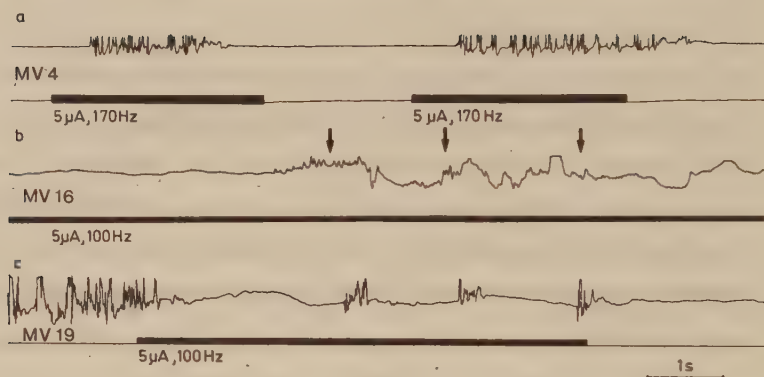


Abb. 27 Thermistoraufzeichnungen von Beinbewegungen (obere Spuren) während Reizungen (untere Spuren), die mit
a kontinuierlichem Strampeln (Tier MV4),
b Vibrationen (Pfeile), die langsamen Bewegungen überlagert sind (Tier MV16) und
c Aufzucken der Beine (Tier MV19)
beantwortet wurden. Die Schreiberaufzeichnungen sind mit Tusche nachgezogen.

IV. Verteilung der Reizpunkte im Gehirn

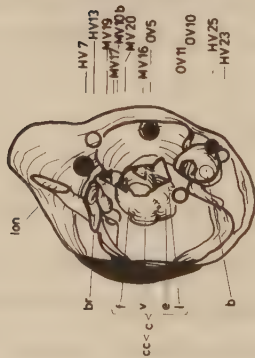
Obgleich das Feldheuschreckengehirn bereits histologisch recht gut untersucht ist (Viallanes, 1887; Williams, 1972, 1975; Strausfeld, 1976; Klemm, 1976), geht die Analyse - von wenigen elektrophysiologisch und anatomisch identifizierten Nervenzellen abgesehen - doch nicht bis zu einem Punkt, der eine eindeutige Zuordnung des Reizeffektes auf bestimmte Zellpopulationen zuläßt. Es kann sich im folgenden also nur darum handeln Beziehungen zwischen gut bekannten größeren Hirnarealen und den Reizeffekten herzustellen. Dazu werden vier Ansätze gewählt um diese Beziehungen einzugrenzen. Wegen unzureichender Dichte der Reizpunkte beziehen sich die Aussagen im wesentlichen auf die ventrale Hälfte des Protocerebrums.

1. Reizeffekte benachbarter Reizpunkte

Um der Frage nachzugehen, ob es im Heuschreckengehirn größere, zusammenhängende Areale gibt, deren Reizung zu verwandtem Verhalten führt, wurden die Reizeffekte unter Berücksichtigung der am nächsten benachbarten Punkte verglichen.

a) Effekte des akustischen Verhaltens

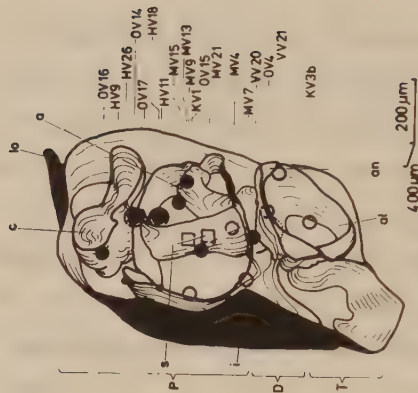
Bei 15 Männchen, die Stridulation als Reizeffekt zeigten, konnten 11 Punkte in einem Areal markiert werden, in dem ansonsten keine anderen Verhaltenselemente auslösbar waren (Abb. 28; Tab. 1). Es erstreckt sich von den ventralen Zonen



73 - 62.



84 - 73.



99 - 84.

Abb. 28 Rekonstruktion der rechten Gehirnhälfte mit Reizpunkten.

Blick von lateral (rechtes Segment) nach medial (linkes Segment). Unter den Segmenten die Nummern der Sagittal-Schnitte (10, um Schnittdicke); die Median-Linie liegt beim 60. Schnitt.

Zur Identifikation der Reizpunkte sind die Versuchsbezeichnungen in etwa nach der relativen Lage benachbarter Reizpunkte angeordnet. Die dazugehörigen Symbole liegen in der Höhe, in der die Hinweißlinie vor dem Segment endet.

- , Stridulation mit Elementen des Werbegesangs (WG); ●, Stridulation ohne Elemente des WG;
- O, Lokomotion; Δ, atypische Vibration von Extremitäten; □, kopulatorische Abdominalbewegung;
- , kein Effekt; D, Deuterocerebrum; P, Protocerebrum; T, Tritocerebrum; a, α-Lobus; al, Antennallobus; an, Antennalnerv; b, β-Lobus; br, Brücke; c, Zentralkörper; cc, Zentralkörperkomplex, e, Ellipsoidkörper; i, N. integumentarius; l, Lippe; lo, lateraler Ocellarnerv (l.O.N.); lon, Wurzel des l.O.N. Ventralseite (Neuroachse) ist links. (Erläuterungen siehe Text).

des Kelches über die Spitzenregion des α -Lobus mediad und caudad bis zum ventralen Teil des β -Lobus der Pilzkörper.

Die wohl klarste Zuordnung zwischen Stridulation als Effekt und nervösem Substrat gelang bei 5 Tieren, wo jeweils in den "Kragenfasern" (Strausfeld, 1976), die die α -Lobus-Spitze umgreifen, und in einen sich daran anschließenden Tractus, der den α -Lobus mit dem Kelch verbindet und hier Tractus ventro-glomerularis genannt wird, gereizt wurde: bei Reizung freibeweglicher Tiere mit Stahlelektroden (HV20, HV3; Abb. 18a) und gehaltener Tiere mit Stahl- (HV18; Abb. 23a) bzw. über Semi-Mikroelektroden (MV13, MV15; Abb. 26). Dieses Fasersystem ist in Abb. 29 und 30 dargestellt. Elemente des Werbegesangs (UE 1, 2) treten in dieser Zone kaum auf.

Weniger eindeutig ist die Beziehung zwischen Reizpunkten mit ausgelöstem Gesang (UE 3), dem häufig auch Elemente des Werbegesanges beigelegt waren (UE 1 und UE 2). Hier ist eine Gruppe von 3 Punkten (OV5, HV19, HV21) mediocaudal von der α -Lobus Spitze, zwischen ihr und dem β -Lobus auffallend. Caudal von diesen liegt am β -Lobus ein Reizpunkt mit gG und eingestreuter UE 2 (OV8). Eng benachbart dazu liegt ein Reizpunkt mit gG ohne UE 1 und 2 als Effekt (HV25; Tab. 1).

Die restlichen 4 Reizpunkte haben zwar auch eine Beziehung zum Pilzkörper, liegen aber außerhalb dieses Areals. Medio-ventral der α -Lobus Spitze, aber noch lateral des medianen Bündels (Strausfeld, 1976), konnte Stridulation (UE 3) mit einer Wiederholungsfolge wie im Werbegesang ausgelöst werden

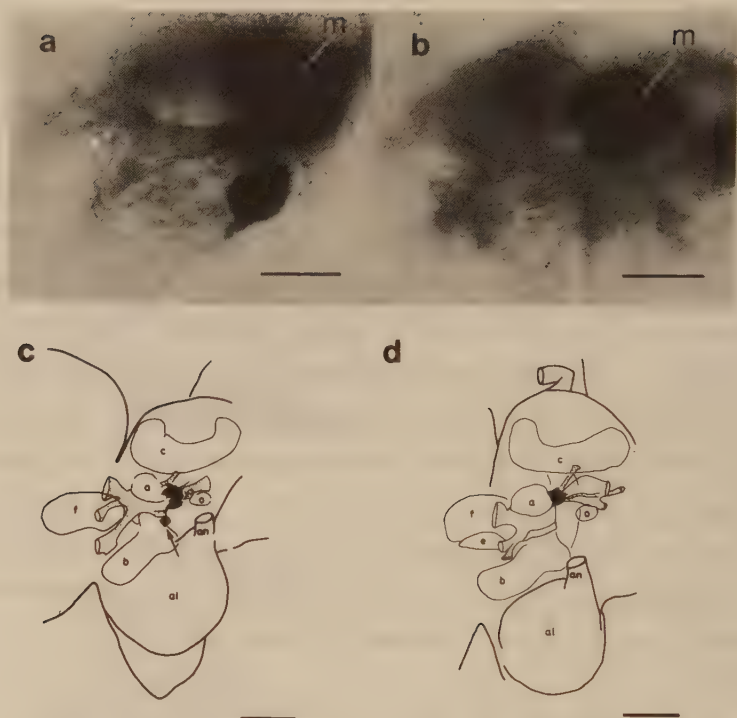


Abb. 29 Auffallende Ähnlichkeit des Reizorts und der mit Kobalt gefärbten Fasern bei Versuchen mit gewöhnlichen Gesang als Effekt.

Details aus nicht intensivierten (a, Tier MV13), bzw intensivierten (b, Tier MV15) Ganz-Hirn-Präparaten zeigen bei beiden Versuchen Fasern, die ringförmig die Spitze des α -Lobus (a) umgreifen und von denen ausgehend andere nach medial und medio-caudal sowie nach lateral ziehen.

c und d jeweils zugehörige maßstabsgerechte Zeichnungen der Ganz-Hirn-Präparate, mit Details die nach Schneiden der Präparate erkennbar wurden. Die Umhüllenden der Bündel sind punktiert, während die Markierungen der Elektroden spitzen schwarz ausgefüllt sind. Die zweite kleinere Schwärzung bei MV13 (a, c) ist auf Kobalt zurückzuführen, das durch den Stichkanal an die Hirnoberfläche gedrungen ist und dort ausgefällt wurde (Pfeil).

a, α -Lobus, al, Antennallobus; an, Antennalnerv; b, β -Lobus; c, Calyx; e, Ellipsoidkörper und f, Fächerförmiger Körper des Zentralkörperkomplexes; m, Markierung der Elektroden spitze; o, anteriores optisches Tuberculum. Die linken Gehirnhälften sind von ventral (Neuroachse) gesehen.
Maßstab: a und b 50, μ m; c und d 200, μ m

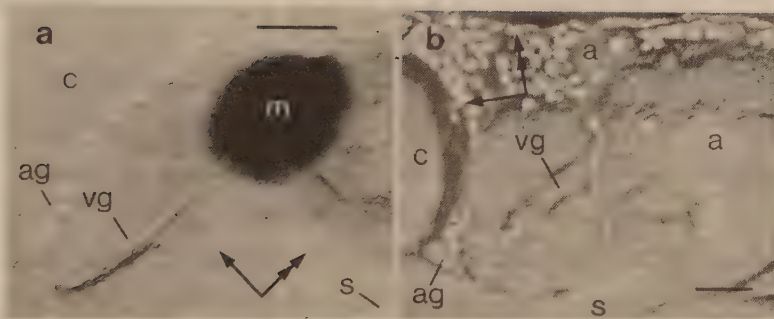


Abb. 30 Tractus ventro-glomerularis, der den Bereich der a-Lobus-Spitze mit dem Calyx verbindet (Sagittalschnitte).

a Kobaltgefüllte Fasern des Traktus bei MV15 (Interferenzkontrast).

b Bodian-Färbung des Traktus, die seinen Ursprung am a-Lobus zeigt.

a, a-Lobus; ag, Tractus antenno-glomerularis; c, Calyx; m, Kobalt-Markierung der Elektrodenspitze; s, Stiel; vg, Tractus ventro-glomerularis. $\rightarrow$, ventral; $\rightarrow$, anterior (Neuroachse).

Maßstab: 50 μ m

Versuch	Effekt	Reprod. (%)	I_m (μA)	min. (s)	Latenz (s)	MD _{CP} (μm) Teil	MD _{ZK} (μm)	MD _N (μm) Versuch	Bereich
OV14	WG	61	$4,4 \pm 0,9$	1	2,5	c	84	HV18	Calyx
OV16	gG	37	$7,8 \pm 1,9$	5	6	c	367	HV9	
VV20	gG	31	$15 \pm 5,8$	20	-	s	127	MV4	Stiel
OV15	gG	47	$4,9 \pm 1$	1	2	s	104	MV21	
HV3	gG	57	$8,7 \pm 1,9$	2	4	a	177	HV20	α -Lobus ⁺⁺
HV18	WG (UE1)	61	$6,5 \pm 1,5$	7	7	c	216	OV14	
HV20	gG	36	8	1,5	5	a	177	HV3	
HV21	WG (Ansp.)	6	4	2,5	-	a	141	HV19	
MV13	gG	67	$5,2 \pm 1,3$	1,5	1,5	a	218	MV15	
MV15	gG	86	$3,3 \pm 1,3$	0,40	1	a	184	MV13	
OV8	gG (UE2)	24	$4,6 \pm 0,5$	8	12	b	62	HV19	β -Lobus ⁺⁺
HV25	gG	23	$4,3 \pm 0,6$	5	6,5	b	119	HV23	
OV5	WG	60	4 ± 1	0,52	2,5	a	104	HV19	α/β -Lobus ⁺⁺
HV7	WG	49	$10,3 \pm 1,5$	1,5	8	a	109	HV3	
HV19	WG (UE1)	83	$4,9 \pm 1,1$	1,5	1,5	b	104	OV8	

Tabelle 1 Reizversuche mit Stridulation als Effekt. (Abkürzungen siehe Tab. 2)

(HV7; Abb. 10b), allerdings hier mit eingeschobener ruckweiser oder ansprungsartiger Lokomotion, bzw. mit eingebauten UE 1 und 2. Die anderen drei Punkte verteilen sich auf die dorsale Zone des Kelches (OV16; Abb. 18b) bzw. die dorsalen Abschnitte des Stieles (VV21, OV15; Abb. 18c).

b) Effekte des Kopulationsverhalten

Für ein Männchen, das sich einem Weibchen annähert, ist außer dem Gesang noch eine "ruckweise" Lokomotion typisch. Das Tier macht dabei von vielen kurzen Pausen unterbrochene Schritte oder Sprünge, die lauthaft sein können (Nachstrichlaute) und von raschen Palpenbewegungen begleitet werden. Während der Kopulation selbst ist dann das Abdomen seitlich s-förmig gekrümmt. Reizpunkte, die den gesangsauslösenden unmittelbar benachbart liegen, zeigen nun häufig solche Verhaltensweisen. Nicht weit ($65 \mu\text{m}$) von einem Reizpunkt, an dem Gesänge im Takt der WEn mit manchmal ruckweiser Lokomotion statt UE 1 und 2 auszulösen waren (HV7; Abb. 10b), wurde Ansprungsverhalten hervorgerufen (HV13; Abb. 20b), dem wiederum ein Reizpunkt mit ruckweiser Lokomotion benachbart war (HV8; Tab. 1).

Ebenso liegt dicht neben einem gG induzierenden Reizpunkt (HV25; Tab. 2) ein anderer, wo während der Reizung Nachstrichlaute, danach aber öfters ein gG auftrat (HV13; Abb. 20b). Dies war, wenn auch nur einmal am Ende des Versuches, beim benachbarten Reizpunkt OV10 ebenfalls zu beobachten.

Versuch	Effekt	Reprod. (%)	I_m (μ A)	MD _{CP} (μ m) Teil MD	MD _{ZK} (μ m)	MD _N (μ m) Versuch MD	Bereich
HV17	Lokomotion	88	4,4 $\pm$ 2	s	79	MV21	Stiel
HV13	"	82	8	a	76	HV8	α -Lobus
HV8	"	85	7,8	a	48	HV13	
OV7	Drehen	100	2,6 $\pm$ 0,7	b	36	KV3a	β -Lobus
OV10	"	88	6,4 $\pm$ 2,2	b	41	HV25	
OV11	"	85	3,5 $\pm$ 0,8	b	41	OV7	
HV23	Lokomotion	100	6,7 $\pm$ 0,9	b	10	HV25	Antennallobus
HV24	"	88	6 $\pm$ 2	b	52	KV3a	
OV4	Aufzucken	87	0,5 $\pm$ 0,09	s	48	VV20	Antennallobus

Tabelle 2 Reizversuche mit hoch reproduzierbarer Lokomotion als Effekt
 α -Lobus; b, β -Lobus; c, Calyx; s, Stiel; min., Minimalwert der Latenz; häufig-
ster Wert der Latenz; Repr., Reproduzierbarkeit; MD, Minimaldistanz zum Pilzkörper (CP),
Zentralkörper (ZK) bzw. zum nächst benachbarten Reizpunkt (N); ++, entsprechen dem auf
S. 39 beschriebenen Areal; gG, gewöhnlicher Gesang; UE, Untereinheiten; WG, Werbegesang

Ein drittes Beispiel, wo funktionell verwandtes Verhalten in benachbarten Reizpunkten auftritt, ist der Reizpunkt OV15 (Abb. 18c), bei dem das Tier auf die Reizung hin gG sang. Nahe bei ihm liegen Versuche mit Kopulationsverhalten (MV9, MV21; Abb. 23c; Tab. 1), von denen wiederum ein Reizpunkt nicht weit entfernt lag, der zu einer Erregungssteigerung beim Tier führte (OV17; Abb. 22a; Tab. 2).

c) Effekte des Abwehrverhaltens

Reizpunkte mit deutlichem Abwehrverhalten haben untereinander keine erkennbare räumliche Beziehung, scheinen aber bevorzugt an sensorischen Bahnen wie dem Ocellarnerv (MV17) oder am Antennallobus bzw. am Tractus olfactorio-globularis (KV3a, KV3b, OV4, VV21) zu liegen.

d) Reizpunkte ohne charakterisierbare Effekte

Dorsal und dorsocaudal vom Calyx liegt eine Gruppe von acht einander benachbarten Reizpunkten (OV17, HV4, HV5, HV9, HV10, HV11, HV14, HV26), bei denen die Reizungen zu keinem konstanten Effekt führten. Das mag ihre überwiegende Lage an oder in der Zellkörperschicht nur zum Teil erklären, da dies bei den sehr effektiven Reizorten von HV7 und OV5 auch der Fall war. Sie zeigen eindeutig, daß nicht überall im Gehirn ein Verhaltenseffekt zu erzielen ist.

Mit einiger Vorsicht lassen sich aus der Ähnlichkeit der Reizeffekte bzw. ihrer Verwandtschaft, z.B. als zugehörig

zum akustischen Verhalten, zum Kopulations- oder Abwehrverhalten, einige Hirnareale funktionell ansprechen. Sind die Reizpunkte auf klar erkennbare histologische Strukturen konzentriert, fällt diese Zuordnung leichter, als bei ähnlichen oder gleichen Effekten, die auf weiter voneinander entfernte Zonen verteilt sind. Hier wird erst die Klärung der Verschaltung von Zellen durch kombinierte Elektrophysiologie und Markierung weiterhelfen. Interessant bleibt aber der sicher nicht zufällige Zusammenhang zwischen Ketten benachbarter Reizpunkte entlang derer, graduelle Unterschiede im Effekt zu erkennen sind. Die Wahrscheinlichkeit mit der akustisches Verhalten auslösbar ist, nimmt in folgenden zwei Ketten ab: HV19 - OV8 - HV25 - HV23 - OV10; HV7 - HV13 - HV8.

2. Zuordnung von Hirnsubstraten zu Reizeffekten mit hoher Reproduzierbarkeit und Zwanghaftigkeit

Zieht man als Maß für die Zuordnung Reproduzierbarkeit und Zwanghaftigkeit heran, so läßt sich für die Stridulation als Reizeffekt die folgende Beziehung herstellen: Mit einer Reproduzierbarkeit größer als 50% ist sie um den α -Lobus, im vorderen Abschnitt des Kelches, sowie zwischen α - und β -Lobus hervorrufbar (Tab. 1). Nahe dem Stiel und im medioventralen Protocerebrum, dessen Beziehung zu den Pilzkörpern noch immer ungeklärt ist, erreicht die Reproduzierbarkeit Werte um 50%. Nahe dem β -Lobus und ebenso im - allerdings nur in einem Versuch getroffenen - dorsalen Abschnitt des Kelches fällt sie unter 40% ab.

Lokomotion als Reizeffekt konnte mit einer Reproduzierbarkeit von größer 80% vor allem im Bereich des β -Lobus, nahe dem caudalen Ende des Stieles, nahe dem α -Lobus und sogar im Antennallobus ausgelöst werden (Tab. 2).

Kombiniert man den Grad der Reproduzierbarkeit mit der Zwanghaftigkeit des Effektes, d.h. mit dem Grad ihn einem Tier auch beim Fressen, also einer konkurrierenden Verhaltensweise aufzuzwingen, so verteilen sich die Punkte für Stridulation und Lokomotion auf den α -Lobus, den vorderen Kelch, medial und medioventral vom α -Lobus, den β -Lobus Bereich und die antennalen Bahnen.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Obgleich die Effekte mit hoher Reproduzierbarkeit und Zwanghaftigkeit in weit gestreuten Hirnarealen gefunden worden sind, deutet sich doch für Stridulation und Lokomotion eine gewisse zonale Gliederung an: Reizpunkte mit hoher Reproduzierbarkeit für Gesang gruppieren sich dichter um den α -Lobus als um den β -Lobus, solche für Lokomotion dichter um den β -Lobus.

3. Ordnung der Reizpunkte nach dem Grad der Komplexität des Verhaltens

Reizeffekte mit engem motorischen Repertoire, z.B. Stridulation, die fast ausschließlich von Balzelementen begleitet war, ferner solche, wo der gG mit geringer Lokomotion verbunden war, haben meist auch eine geringe Latenz (Minimallatenz $\leq 2,5$ s; häufigster Wert ≤ 4 s) (Tab. 2) und hohe Re-

produzierbarkeit (> 45%) des Reizgesangs. Sie verteilen sich im α -Lobus Bereich (HV18, HV3, MV13, MV15), im Bereich zwischen den Loben (OV5, HV19) und dem Stiel (OV15).

Zu einer Gruppe mit größerer Variabilität im motorischen Muster lassen sich Versuche zusammenfassen, wo zu der Stridulation mit Balzelementen Bewegungen des Ansprungs- oder Kopulationsverhaltens traten oder zum gG noch verstärkt lokomotorisches oder anderes Verhalten zu bemerken war. Auch diese Versuche liegen über ein weites Hirnareal verstreut und zwar am α -Lobus (HV20, HV21), mediolateral davon (HV7), im Calyx (OV14, OV16) und nahe dem β -Lobus (OV8, HV25).

Zieht man als dritte Gruppe noch Versuche in Betracht, wo der Effekt auf eine spezifische oder allgemeine Erregungssteigerung hindeutet (HV13, OV10, OV7, HV2), so findet man erneut keine eindeutige Zuordnung zu einer spezifischen Hirnregion, allerdings liegen drei Versuche nahe dem β -Lobus.

Wenn auch alle drei Kategorien sich nicht bestimmten Hirnregionen zuordnen lassen, so verstärkt die verschiedene Variationsbreite der Effekte am α -Lobus und am β -Lobus doch den Eindruck eines funktionellen Unterschieds zwischen beiden Strukturen.

4. Beziehung des Pilz- und Zentralkörpers zu den Reiz- effekten

Ein Ansatz, durch die Entfernung des Reizpunktes vom Zentral- bzw. Pilzkörper zu Aussagen über deren Beteiligung an bestimmten Verhaltensweisen zu gelangen, ist in Abb. 31 dargestellt. Es fällt auf, daß die meisten Versuche mehr am Pilzkörper liegen als am Zentralkörper. Das ist mit dem größeren Volumenanteil der Pilzkörper einfach zu erklären. Bei weitem die Mehrzahl, nämlich 12 der 15 zur Stridulation führenden Versuche, liegt aber näher als 50,um am Pilzkörperperrand und unter einer Linie, die ein Verhältnis der Entfernung zum Pilz- bzw. Zentralkörper von 2:5 markiert. Die drei Ausnahmen mit größerer Entfernung (HV19, OV5, HV7) sind im Effekt gekennzeichnet durch den Einbau von Elementen des Werbegesanges. Dem steht gegenüber, daß drei von fünf Reizpunkten innerhalb des Pilzkörpers zum Gesang führten. Näher am Zentralkörper dagegen liegen die Versuche, wo Vibrationsbewegungen der Hinterbeine im Effekt auftauchten. Zwei dieser Reizorte (MV20, MV16; Abb. 32) liegen eindeutig im Zentralkörper.

Auch dieser 4. Ansatz läßt vermuten, daß den Pilzkörpern und die ihnen unmittelbar aufliegenden Faserzüge eine entscheidende Rolle bei der Steuerung des akustischen Verhaltens der Feldheuschrecken zukommt. Freilich soll dabei nicht übersehen werden, daß auch Strukturen, die ziemlich weit medioventral des α -Lobus liegen, an der Organisation des Werbegesangs wesentlich beteiligt sind.

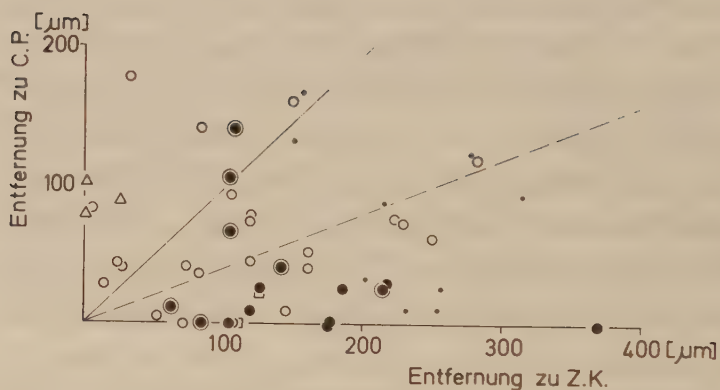


Abb. 31 Darstellung der kürzesten Entfernung der Reizpunkte zum Pilzkörper- (C.P.; y-Achse) und zum Zentralkörperperrand (Z.K.; x-Achse).

Die durchgezogene Linie bezeichnet ein Abstandsverhältnis von 1:1, die gestrichelte von 2:5. Mit Ausnahme von dreien liegen alle Reizpunkte, die Stridulation mit (⊗) und ohne Elemente des Werbegesangs (●) als Effekt hatten, unter der 2:5 Linie. Sie sind auch nicht weiter als 50 μ m von den Pilzkörpern entfernt.

Symbole siehe Abb. 28. Die Grenzen der Hirnstrukturen wurden nach Bodian-Präparaten bestimmt.

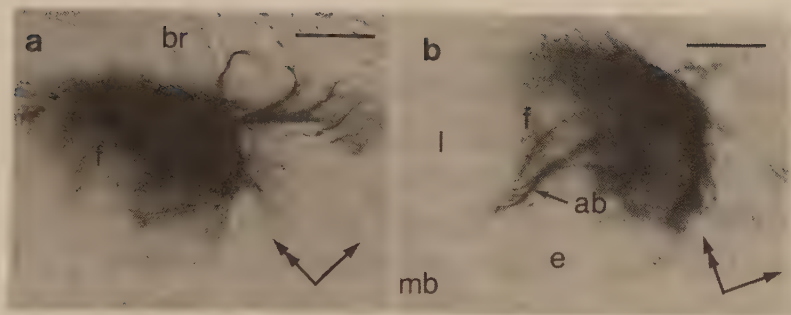


Abb. 32 Reizpunkt und Faserfärbung im Zentralkörper (Tier MV20). Sagittalschnitte mit Interferenzkontrast betrachtet.

a Schnittebene mit der dichtesten Kobaltmarkierung (Reizpunkt).

b Schnittebene 40 μ m median von a.

Die angefärbten Fasern gehören u.a. zum Zentralkörperkomplex-System. Sie ziehen von anterior der Brücke (br) im anterioren Faserbündel (ab) durch den Fächerförmigen Körper (f) vor dem Ellipsoidkörper (e) vorbei und verzweigen sich lateral im Nebenlappen (nicht sichtbar).

l, Lippe; m, Kobaltmarkierung der Elektrodenspitze; mb, mediales Bündel; $\leftarrow\leftarrow$, ventral; $\leftarrow$, anterior (Neuroachse).

Maßstab: 50 μ m

DISKUSSION

1. Vorbemerkungen

Die Korrelation von Verhaltensleistungen mit nervösen Strukturen und deren Aktivitätsmuster bis hinab zur zellulären Ebene ist bisher zufriedenstellend nur bei einigen Wirbellosen gelungen (vgl. u.a. Kandel, 1976). Sie muß aber Ziel einer Forschung sein, die darauf abzielt, die nervösen Grundlagen von Erbkoordinationen und deren Steuerung zu erarbeiten. Die punktförmige elektrische Reizung, die in dieser Arbeit eingesetzt worden ist, stellt dabei nur einen Weg dar, diesem Ziel näher zu kommen. Sie nimmt bewußt die multizelluläre nervöse Ebene in Kauf um den Einfluß des Nervensystems auf das Verhalten ungeschädigter, möglichst frei beweglicher Tiere studieren zu können. Entsprechend ist auch die Interpretation der mit dieser Methode erzielten Ergebnisse schwierig (vgl. z.B. Huber, 1960; v.Holst & v.Saint Paul, 1960). Insbesondere gilt dies für zwei Fragenkreise, die streng zu trennen sind:

- a) Zu welcher Veränderung im physiologischen Zustand kommt es durch den elektrischen Reiz in dem direkt davon beeinflussten Nervengewebe?
- b) Warum veranlaßt diese Zustandsänderung das Tier zum jeweiligen Offertverhalten?

Ferner ist zu bedenken, daß spezifisches Verhalten nur in

den Teilen des daran beteiligten neuronalen Netzwerkes auslösbar ist, auf die Elektroden- und Reizparameter abgestimmt sind. Bei anderen Parametern sind möglicherweise andere Reizorte wirkungsvoller. Unter diesen Gesichtspunkten sollen die Befunde dieser Arbeit diskutiert werden.

2. Direkte Wirkung des Reizes auf das Nervengewebe

Es ist wohl zulässig, anzunehmen, daß der elektrische Reiz nahe der Elektrodenspitze Veränderungen im Nervengewebe hervorruft, die eine Aktivierung von Neuronen bedingen, welche nicht zu sehr verschieden ist von der, die beim ungereizten Tier während des Ablaufens des geordneten natürlichen Verhaltens auftritt. Dieser keineswegs zwingende Zusammenhang ist für Hypothalamus-Neurone beim Freß- bzw. Fluchtverhalten von Säugern hergestellt worden (de Ruiter et al., 1974; Oomura et al., 1964; Rolls, 1978; Sandner et al., 1979). Andererseits kann auch die Deutung von Rowell (1963), derzufolge der elektrische Reiz im Gehirn von Insekten eine Blockade bzw. Desintegration normaler nervöser Aktivität bewirkt, nicht ganz ausgeschlossen werden. Allerdings macht es diese Auffassung schwierig, eine hinreichende und einsichtige Erklärung für die Reizeffekte zu finden, die reproduzierbar Teilen des natürlichen Verhaltens entsprechen.

Die entscheidende Frage, inwieweit die gewählten Reizparameter adäquat sind für die gereizten Hirnstrukturen, ist nur in Annäherung und indirekt zu beantworten. Für spinale Interneurone der Katze (Jankowska & Roberts, 1972) und der Grille

(Bentley, 1977), sowie auch für Motoneurone bei Insekten (Kien, 1980) konnte gezeigt werden, daß Reizimpulse von 0,25 - 0,5 ms Dauer über der Schwellenstromstärke jeweils in einer 1:1 Beziehung fortgeleitete Impulse in den gereizten Nervenzellen auslösen. Im Bereich der Pilzkörper der Biene liegt die spontane Impulsrate oft über 50 Hz (Erber, 1978; Homberg & Erber, 1979), so daß die in dieser Arbeit gewählte Reizpulsfrequenz von 100 Hz noch im physiologischen Arbeitsbereich der Zellen liegen dürfte.

Ein erheblicher Unterschied zwischen der Reizung einzelner Zellen durch Mikroelektroden und der hier angewandten Technik liegt darin, daß die Zahl der erregten Zellen nicht eindeutig bestimmbar ist. Ob diese auch während der normalen Hirntätigkeit simultan erregt werden, ist fraglich. Eine gewisse Abschätzung über den Wirkungsbereich des elektrischen Reizes ergibt der folgende Vergleich. Stoney et al. (1968) benötigten zur Erregung von Pyramidentraktzellen über Reizelektroden, die den hier verwendeten vergleichbar waren, im günstigsten Fall Stromstärken um 1 μ A. Für Stromstärken von 10 μ A geben die Autoren einen Reizwirkungsbereich von ca. 80 μ m an. Dieser Wert ist wegen der geringeren Leitgeschwindigkeit und der größeren Chronaxie der Insektenneurone (Narashiki, 1963; Pearson et al., 1970; Rushton, 1951; Jankowska & Smith, 1973) sowie dem im Vergleich zu den Wirbeltieren etwas höheren Gewebswiderstand (Huber, 1960; Shalit & Mahler, 1966) für das ZNS der Insekten nach geringeren Werten zu korrigieren. Bei elektrischer Reizung von Konnektivfasern über Mikrokapillaren (Kien, 1980) und von Elementen der

optischen Ganglien (Blondeau, 1980) über feinste Metall-elektroden mit Stromstärken von $0,2 - 2 \mu\text{A}$, die mit den hier verwendeten überlappen, argumentieren die Autoren, nur eine oder höchstens wenige Zellen erregt zu haben. Bei dieser Stromstärke wird eine Reizreichweite von ca. $5 \mu\text{m}$ zu Grunde gelegt (Blondeau, 1980).

Dieser Vergleich gestattet immerhin zu postulieren, daß die verwendeten Reizparameter innerhalb des physiologischen Bereichs liegen. Bei Stromstärken unter $40 \mu\text{A}$ trat kein krampfartiges Verhalten auf und selbst Reize von $12 \mu\text{A}$ mußten noch nicht zu einer sichtbaren Verhaltensäußerung führen. Entscheidend war aber, daß die ausgelösten Bewegungen koordiniert und in ihrem Ablauf als natürliches Verhalten angesprochen werden konnten. Nur in zwei Fällen interferierte eine Halteposition bzw. Lokomotion mit der Stridulation. Stützend für die Natürlichkeit des ausgelösten Verhaltens kommt hinzu, daß induzierte Werbegesänge in Gegenwart des Weibchens auf dieses bezogen waren und auch nach Reizende in der gleichen Weise fortgeführt wurden.

3. Beziehung zwischen Elektrodenspitzenpunkt und Reizort

Bei der Lokalisation wird eine Übereinstimmung zwischen Elektrodenspitzenpunkt und Wirkungsort des Reizes unterstellt. Dies kann nur dann bewiesen werden, wenn Struktur und Arbeitsweise der gereizten Zellen bekannt sind und ihr Bezug zum Verhalten hergestellt werden kann. Dafür gibt es nur sehr wenige Belege. Einer stammt von Blondeau (1977, 1980) und er

gilt für elektrische Reizung von Neuronen der Lobula-Platte der Fliege. Für geringe Stromdichten ist ein solcher Zusammenhang auch bei der Katze gezeigt worden, wo die bekannte tonotopische Organisation der akustischen Fasern des N.cochlearis für diese Frage genutzt worden ist (Frederickson & Gerken, 1977). Diese direkten Argumente für die geringe Wahrscheinlichkeit des Auftretens von virtuellen Reizpunkten (Huber, 1960) zumindest bei geringeren aber durchaus wirksamen Reizstärken können noch durch weitere indirekte Hinweise gestützt werden. So treten gesetzmäßige Änderungen in der Schwelle bzw. im Reizeffekt beim Voranbewegen der Reizelektrode auf (z.B. Jankowska & Roberts, 1972; Stoney et al., 1968; v.Holst & v.Saint Paul, 1960; Blondeau, 1980). Ferner hat die Lage der indifferenten Elektrode keinen erkennbaren Einfluß auf den Effekt (v.Saint Paul, 1964; Otto, 1969; Blondeau, 1977, 1980). Die in dieser Arbeit beschriebenen graduellen Änderungen im Verhalten in Ketten benachbarter Reizpunkte passen ebenfalls in dieses Bild.

Entscheidender für eine mögliche Abweichung zwischen Elektrodenspitzenpunkt und Reizort ist das "anodal-surround" Phänomen (Ranck, 1975). Es sagt, daß eventuell Aktionspotentiale, die durch den unmittelbar um die Elektrode herrschenden Katelektrotonus ausgelöst werden, die stark hyperpolarisierte anelektrotonische "Schale" nicht durchdringen können. Da aber bei einer Reizreichweite von $80\mu\text{m}$ der durch den Anelektrotonus wirkungslos gewordene innere Bereich nur etwa $16\mu\text{m}$ messen soll (Bean, 1974), liegt die Größenordnung der Abweichung unterhalb der Genauigkeit der Lokalisation der

Elektroden spitze und ist im Rahmen dieser Arbeit daher zu vernachlässigen.

Bei Reizpunkten im sogenannten unstrukturierten Neuropil, das als dreidimensionales Netzwerk ohne erkennbare Vorzugsrichtungen charakterisiert werden kann, könnten der Elektrode ferner liegende aber dickere Faserprofile, die ja eine niederere Schwelle haben (Ranck, 1975) bevorzugt gereizt werden, anstatt der unmittelbar anliegenden dünneren Verzweigungen. Die Möglichkeit einer solchen Fernwirkung wird bei Reizungen in der Nähe des LGMD im Gehirn von Schistocerca diskutiert (O'Shea & Rowell, 1976). Die in dieser Arbeit erzielte Genauigkeit der Zuordnung der Effekte zu Hirnstrukturen bleibt aber in einer Größenordnung, wo solche Phänomene ebenfalls vernachlässigbar sein dürften. Daher ist es gerechtfertigt, den lokalisierten Elektroden spitzenpunkt mit dem Reizpunkt (jedenfalls dem primären) gleichzusetzen. Es ist außerdem vernünftig, bei den verwendeten Reizstärken ein Wirkareal von unter 100 μ m anzunehmen, das bei Stromstärken $\leq 2 \mu$ A erheblich unterschritten werden dürfte. Daher ist es bei solchen Reizstärken nicht ausgeschlossen, daß nur wenige Nervenzellen aktiviert werden. Da sich z.B. bei MV15 auch bei fast 10-facher Schwellenstromstärke der Effekt nicht änderte, ist an eine "Kanalisation" des Reizstromes in dem jeweiligen Fasernbündel zu denken.

4. Hirnabschnitte für die Kontrolle des akustischen Verhaltens bei Feldheuschrecken und Grillen

Die durch Hirnreizung hervorgerufenen Verhaltenseffekte bei Feldheuschrecken lassen in ihrer Zuordnung zu Hirnstrukturen drei Bereiche unterscheiden: Der antero-dorsale Abschnitt des Protocerebrums zeichnet sich dadurch aus, daß elektrische Reizung entweder keine sichtbare Verhaltensäußerung oder eine Hemmung gerade ablaufender Bewegungen bewirkte. Er überlappt weitgehend mit dem Areal bei Grillen, wo Huber (1960) und Otto (1971) u.a. auch Hemmeffekte erzielten. Die bei den Grillen, aber auch bei Bienen (Vowles, 1964) häufiger registrierte Hemmung war bei Feldheuschrecken nicht so deutlich ausgeprägt, vielleicht deshalb, weil die Reizung fast stets am ruhig sitzenden Tier begonnen worden ist.

Reizung im Umfeld des Zentralkörpers führte in keinem einzigen Fall, auch nur ansatzweise, zu einer Singbewegung; wohl aber lösten zentralkörpernahe Reizpunkte mehrmals atypische Vibrationen der Hinterbeine aus. Diese Effekte können bis zu einem gewissen Grad mit den von Huber (1960) durch Reizung im Zentralkörperbereich beschriebenen "atypischen Gesängen" der Grillen verglichen werden. Ob dabei allgemeine Tonusveränderungen oder spezifische motorische Kommandos induziert werden, bleibt offen.

Übereinstimmend mit den Befunden an Grillen (Huber, 1960; Otto, 1971) zeichnet sich die Region, die den ventralen

Kelch, die Spitze des α -Lobus bis hin zum ventralen Abschnitt des β -Lobus umfaßt, durch eine relative Häufung von Reizpunkten aus, die Gesang auslösten. Die Häufung von gesangsauslösenden Reizpunkten im antero-dorsalen Hirnbereich bei Otto (1971) ist auf die größere Beweglichkeit des Grillengehirns zusammen mit den stumpferen Elektroden zurückzuführen, die oberflächliche Reizungen erschwerten (Otto pers. Mitt.).

a) Bedeutung der Pilzkörper

Für Grillen (Huber, 1955a, 1960; Otto, 1971), für Bienen (Vowles, 1964), sowie in Ansätzen auch für Feldheuschrecken (Huber, 1955b; Loher & Huber, 1966; Elsner & Huber, 1969) wird der Bereich der pilzhutförmigen Körper als besonders wichtig für die Steuerung komplexer Verhaltensfolgen mit und ohne Gesang herausgehoben. Die fünf Reizpunkte bei G. rufus, die eindeutig innerhalb der intrinsischen Fasern des Pilzkörpers lokalisiert werden konnten, stützen diese Hypothese. Von drei Punkten konnte nämlich Stridulation ausgelöst werden, von dem vierten die Kopulation und vom fünften Punkt am gehaltenen Tier hochreproduzierbare Bewegungen der Beine, die im natürlichen Verhalten Anteil der Lokomotion sind.

b) Pilzkörpernahe Bereiche

Die früher angestellten Überlegungen zur Reichweite des elektrischen Reizes, die Verteilung gesangsaktiver Reizpunkte als Funktion des Abstands von den Pilzkörpern, und

die Färbungen des Reizsubstrates über Semi-Mikroelektroden führen alle zu dem Schluß, daß auch die Reizung pilzkörpernaher Fasern zu akustischem Verhalten führen kann, insbesondere wenn noch die Gliahülle um die Pilzkörper (Wigglesworth, 1959) berücksichtigt wird. Es könnten dabei auch durchaus extrinsische Pilzkörperfasern beteiligt sein.

Die Reizpunkte in oder nahe einem Tractus, der zwischen der α -Lobus Spitze und dem Kelch eingebettet ist und ventroglomerular Trakt genannt wurde, sowie vor allem die Anfärbung von Fasern dieses Traktus bei Reizung mit Semi-Mikroelektroden geben einen Hinweis auf die Beteiligung dieser Hirnstruktur an der Kontrolle des akustischen Verhaltens. Es ist allerdings ungeklärt, ob dieser Tractus bei den Feldheuschrecken denjenigen homolog ist, die Pearson (1971) für Lepidopteren (lateral protocerebral tract, sowie Y-tract genannt), von Strausfeld (1976) bei Dipteren (dort protocerebral-glomerular tract genannt) oder von Homberg & Erber (1979) bei den Bienen beschrieben worden ist, und ob er tatsächlich eine Verbindung zwischen α -Lobus Spitze und dem Kelch herstellt. Eine solche "Rückschleife" zwischen α -Lobus und Kelch wurde bereits von Vowles (1954) postuliert. Die sich diesem Trakt anschließenden "Kragenfasern" (Strausfeld, 1976), die die Spitze des α -Lobus umgreifen, sind weitere Kandidaten für das gesangssteuernde neurale Netzwerk. Nicht nur, daß sie angefärbt wurden, in und nahe ihrem medialen Verlauf liegen auch zwei weitere Reizpunkte, an denen ebenfalls gG auslösbar war. Diese mit Metallelektroden erzielten Effekte untermauern die Annahme, daß Teile der angefärbten Neuronen-

gruppen für den Effekt verantwortlich sind, zusammen mit dem Befund, daß die negativ gepolten Reizimpulse einen vorzeitigen Austritt von Kobaltionen und damit eine Vergiftung des elektrodennahen Gewebes verhindern. Entscheidender für die Interpretation ist aber noch die Tatsache, daß extrazelluläre Massenfärbungen mit Kobalt selektiv bestimmte Zellgruppen anfärben sollen (Strausfeld & Bacon, 1979).

Anatomische (Vowles, 1954; Schürmann, 1973) und physiologische Befunde (Maynard, 1956, 1967; Erber, 1978) sprechen für eine funktionelle Differenzierung zwischen α -Lobus und β -Lobus. Die in dieser Arbeit mitgeteilten Befunde über vermehrte Gesangsauslösung im α -Lobus Bereich und einer bevorzugten Auslösung von Lokomotion im β -Lobus Bereich deuten in die gleiche Richtung.

c) Pilzkörperferne Bereiche

Drei Reizpunkte, die medioventral vom α -Lobus lokalisiert wurden, und die alle drei zu Werbegesang führten, sprechen dafür, daß auch pilzkörperferne Nervenzellen akustisches Verhalten kontrollieren. Die mit Nadelstichläsionen (Huber, 1955b; Loher & Huber, 1966; Elsner & Huber, 1969) erzielten Ergebnisse bei G.rufus fügen sich gut in dieses Bild: Nicht nur daß die einzige zu einer halbstündigen kontinuierlichen Singbewegung führende Läsion zwischen dem α -Lobus und dem Unterrand des Kelches, also im Bereich des ventroglomerular Trakts saß, auch die größeren Schädigungen im medialen Teil des Zentralhirns, die zum Ausfall der Stridu-

lation und der Balz führten, sind damit erklärbar. Freilich muß dann angenommen werden, daß der Nadelstich am Unterrand des Kelches (Huber, 1955b) ein Substrat aktiviert oder inhibiert hat, während die Läsionen im medianen Zentralhirn zwischen den Pilzkörpern - wohl durch ihre Größe - eine Aktivierung unmöglich machten (Elsner & Huber, 1969).

5. Zur Frage der Spezifität des Hirnreizes

Für Insekten (Rowell, 1964) und Vertebraten (Valenstein et al., 1970) ist diskutiert worden, daß der elektrische Reiz im Gehirn primär zu einem Arousal führt; eine "unspezifischen Aktivierung" von Nervengewebe, der sich sekundär Operationen des Nervensystems anschließen, die schließlich in dem beobachteten Verhalten resultieren. Diese Möglichkeit kann bei keinem Reizeffekt ausgeschlossen werden, gleichgültig ob dieser zu einer klar abgrenzbaren und reproduzierbaren Reaktion führt oder zu einer Verhaltensleistung, die die Ethologen Appetenzverhalten nennen.

Ausgedehnte Reizversuche im Hypothalamus verschiedener Säuger (referiert bei Jürgens, 1974) und die vorliegenden an den Feldheuschrecken geben gewichtige Argumente, die die o.g. Möglichkeit einschränken bzw. ausschließen und für eine spezifische Wirkung des Hirnreizes sprechen. So ist in verschiedenen Hirnregionen der wahrscheinliche Effekttyp eindeutig verschieden. Ferner sind Versuche beschrieben, wo das Reizverhalten ohne Anzeichen einer vorausgehenden Erregung auftritt, während bei einem erregend wirkenden Reizpunkt (HV17)

die zwei beobachteten Stridulationen ohne eine Beziehung zu einer Reizung erfolgten. Zudem gibt es Reizpunkte, die zur Reaktion mit hoher Zwanghaftigkeit führen. Die Effekte können sogar gegen Fressen, das dann unterbrochen wird, durchgesetzt oder während der Kopulation erzwungen werden.

Während das Fressen bei Feldheuschrecken eine gleichzeitige Stridulation nicht grundsätzlich ausschließt, gibt es aus dem natürlichen Verhalten keine Beobachtung einer Stridulation des Männchens während der Begattung.

6. Vorstellungen zur nervösen Organisation des akustischen Verhaltens bei Feldheuschrecken

Der Werbegesang von Gomphocerus rufus mit seiner Aneinanderreihung der Werbeeinheiten, die ihrerseits aus den drei stets in gleicher Folge zum Einsatz kommenden Untereinheiten aufgebaut sind, wurde von Jacobs (1950) als Erbkoordination im Sinne Lorenz' (1935) gesehen. Bereits er postulierte für diese stereotype Bewegungsabfolge ein zentralnervöses Programm. Huber (1955b) wies erstmals nach, daß dem Protocerebrum und insbesondere den Pilzkörpern bei der Organisation dieser Verhaltensweise eine entscheidende Rolle zukommt. Elsner & Huber (1969) zeigten darüberhinaus, daß eine WE nur dann vollständig abläuft, wenn das Kopfschütteln der UE 1 seine charakteristische Endfrequenz erreicht. Wird der Kopf am Thorax fixiert, so versucht das Männchen durch Vorderkörperbewegungen die WE zu starten. Da diese nach erheblich längerer Zeit erst die kritische Frequenz erreichen, ist die UE 1 nicht nur verlangsamt, sondern deshalb auch länger. Damit wird der Über-

gang zur UE 2, wenn überhaupt, erst später vollzogen. Diese Ergebnisse führten zu dem Schluß, daß die Ausführung der UE 1 essentiell ist für die Auslösung der nachfolgenden UE 2 und 3. Im Gegensatz dazu bleibt das Zeitmuster der Balz bestehen, wenn beide anterioren Metathorakal - Konnektive durchtrennt sind, und so eine Stridulation unterbunden wird. Es wird vielmehr die UE 3 als Pause eingeplant, was zur Vorstellung eines im Gehirn lokalisierten Taktgebers passt, da eine Rückmeldung über die ausgeführte Stridulation nicht notwendig ist.

Die Ergebnisse dieser Arbeit ergänzen und erweitern die Vorstellung über die Rolle des Gehirns bei der Steuerung des WG und des gG.

Da zum ersten Mal gezeigt wurde, daß die gesamte Balz, in einigen Fällen sogar als Einheit, auslösbar ist, wird das Gehirn einen entscheidenden Einfluß auf das Auftreten des WG als Ganzem haben. Da durch die Reizung die Abfolge der UEn gestört werden kann und einzelne UEn auch isoliert hervorgerufen werden können, wird das Gehirn auch in die Reihung der UEn eingreifen können. Schließlich ist aus der teilweise verminderten oder auch veränderten Ausführung der UEn auch auf einen Einfluß des Gehirns auf den Aufbau der einzelnen UEn zu schließen, wobei allerdings die Koordination der Stridulation nie verändert schien. Das Gehirn kann also auf allen Organisationsebenen in das Balzgeschehen eingreifen.

Wesentlich für das Postulat eines Taktgebers für einzelne

UEn ist der Befund, daß durch Reizung die UE 3 isoliert (d.h. ohne UE 1 und 2) in einer zeitlichen Folge aneinandergereiht werden kann, die der im Werbegesang entspricht. Dieser Takt tritt in Konkurrenz mit einem Prozeß, der die Verslänge in der UE 3 bzw. im gG bestimmt. Dafür spricht die Erscheinung von periodisch auftretenden, überlangen Gesängen. Der Zeitgeber für die UE 3 muß mit einem Prozeß abgestimmt werden, der die Verslänge kontrolliert. Diese Abstimmung ist jedoch nur notwendig, sobald das Tier in den Werbegesang eintritt.

Der Befund, daß bei elektrischer Reizung im Gehirn - ganz im Gegensatz zum Normalverhalten - die WEn mit der UE 3 beginnend, allmählich aufgebaut werden, verlangt ebenso nach einer Erklärung, wie die Tatsache, daß es offensichtlich leichter ist, die UE 3 als die UE 1 und 2 isoliert im Takt des WG her- vorzurufen. Dazu muß man wissen, daß die Stridulation ein Element des gG und des Werbegesangs ist. Für ersteren ist ebenfalls gezeigt, daß er als eigenständige Stridulationsform durch Hirnreizung ausgelöst werden kann. Ferner kann man durch Hirnreizung die Abstände zwischen einzelnen gGn bis in die Größenordnung verkürzen, wie sie bei UE 3 im Werbegesang auftreten. Während andererseits bei reizausgelöstem WG die UEn unterdrückt werden können und statt dessen wie beim gG Lokomotion ausgeführt wird.

Damit ist die Frage gestellt, wie es das Gehirn fertigbringt, einmal den Gesang als UE 3 in die WE einzubauen, das andere Mal ihn isoliert anzustoßen. Einen Ansatz zu einer Beantwor-

tung geben neben obigen Befunden auch Beobachtungen des natürlichen Verhaltens. Der gG ist eine Verhaltensweise des isoliert sitzenden Männchens (Jacobs, 1950). Für ihn gibt es keine charakteristischen exogenen Auslöser (Loher & Huber, 1964, 1966). Im Gegensatz dazu verlangt der Werbegesang die Gegenwart eines visuell wahrgenommenen Objektes; in der Regel ist dies das artgleiche Weibchen. Da er nach dem Lackieren der Komplexaugen und der Ocellen, wenn überhaupt, nur mehr auftritt, wenn bei sehr schwellenerniedrigten Männchen Tastkontakt mit einer Heuschrecke besteht (Riede et al., 1979) oder das artgleiche Weibchen singt (Loher & Huber, 1964), muß das Gehirn zuvor adäquate Sinnesmeldungen empfangen. Sie scheinen erst einen normalen Start des WG mit der Folge UE 1, 2, 3 zu ermöglichen. Diese Sinneseingänge im Hirnreizexperiment zu imitieren, scheint sehr schwierig zu sein, wofür auch die wenigen Versuche mit einer natürlichen Abfolge der WE ohne die Gegenwart eines Weibchens sprechen. Der Beginn des Werbegesangs mit der UE 3, im Hirnreizexperiment die Regel, deutet an, daß der Taktgeber für diese UE bei fortgesetzter Reizung Hirnsubstrate aktiviert, die in Kombination mit ihm die WE organisieren. Dafür scheint ein besonders hoher Erregungsgrad nötig zu sein. In diese Vorstellung fügt sich gut ein, daß isoliert sitzende Männchen, die durch den Weibchengesang zu einer schnelleren Folge des gG angeregt werden, hin und wieder auch Kopfschütteln (UE 1) vor den gG schalten (Jacobs, 1950; Huber pers. Mitt.) oder isoliert gehaltene Männchen in der Nähe eines Weibchens Antennen- und Hinterbeinschleudern (UE 2) zwischen die gG streuen (Riede pers. Mitt.). Es sieht also so aus, als könnten sich rudimen-

täre Formen des Werbegesanges beim Fehlen adäquater Sinnesmeldungen auch - von der UE 3 ausgehend - zentral organisieren; aber erst wenn der Prozeß in Gang gekommen ist, werden durch den zentralen Taktgeber alleine, die UEn in der richtigen Abfolge abgerufen. Auch dies hat eine Parallele im Normalverhalten, da ein heftig balzendes Männchen auch noch einige weitere WEn ausführen kann, nachdem sich das Weibchen entfernt hat.

Die eben geäußerten Vorstellungen werfen auch einiges Licht auf die Evolution von gG und Werbegesang. Da es Heuschreckenarten gibt (vgl. Faber, 1953; Jacobs, 1953), deren Werbegesang mit dem gG nahezu identisch ist, darf man wohl den gG als stammesgeschichtlich älter, die komplexe Balz einiger Arten aber als spätere Entwicklung ansehen. Die Tendenz zum Einbeziehen von Bewegungen anderer Körperteile, z.B. des Kopfes oder von Körperanhängen, wie der Palpen oder Antennen, während eines höheren Erregungsgrades in die Stridulation, ist bei verschiedenen Feldheuschreckenarten erkennbar. Hieraus mag sich, ausgehend vom gG auch bei G. rufus diese komplexe Werbeeinheit stammesgeschichtlich entwickelt haben, die dann hinsichtlich ihrer Auslösung und der richtigen Abfolge der UE unter die Kontrolle von Sinnesorganen geriet. Zu dieser Ergänzung bedurfte es aber keiner allzu dramatischen Änderung im ZNS, insbesondere nicht im Gehirn, wie die engen Beziehungen für gG und WE zeigen, die durch die Hirnreizung erkennbar würden.

7. Zukunftsperspektiven

Mit Hilfe einer noch weiter verfeinerten Reizung über kobaltgefüllte Glaskapillaren sollte man entscheiden können, welche der drei folgenden Arten nervöser Aktivität das Tier zur Stridulation veranlaßt: Ob die Aktivität einiger absteigender oder auf absteigende Neurone direkt aufschaltende Neurone oder die Aktivität von hirnintrinsischen Neuronen, die zu weit gestreuten Zustandsänderungen im Gehirn führen oder schließlich, ob nicht auch dendritische Felder ohne klare Zuordnung zu einzelnen Zellen oder Faserzügen dafür aktiviert werden.

täre Formen des Werbegesanges beim Fehlen adäquater Sinnesmeldungen auch - von der UE 3 ausgehend - zentral organisieren; aber erst wenn der Prozeß in Gang gekommen ist, werden durch den zentralen Taktgeber alleine, die UEn in der richtigen Abfolge abgerufen. Auch dies hat eine Parallele im Normalverhalten, da ein heftig balzendes Männchen auch noch einige weitere WEn ausführen kann, nachdem sich das Weibchen entfernt hat.

Die eben geäußerten Vorstellungen werfen auch einiges Licht auf die Evolution von gG und Werbegesang. Da es Heuschreckenarten gibt (vgl. Faber, 1953; Jacobs, 1953), deren Werbegesang mit dem gG nahezu identisch ist, darf man wohl den gG als stammesgeschichtlich älter, die komplexe Balz einiger Arten aber als spätere Entwicklung ansehen. Die Tendenz zum Einbeziehen von Bewegungen anderer Körperteile, z.B. des Kopfes oder von Körperanhängen, wie der Palpen oder Antennen, während eines höheren Erregungsgrades in die Stridulation, ist bei verschiedenen Feldheuschreckenarten erkennbar. Hieraus mag sich, ausgehend vom gG auch bei G. rufus diese komplexe Werbeeinheit stammesgeschichtlich entwickelt haben, die dann hinsichtlich ihrer Auslösung und der richtigen Abfolge der UE unter die Kontrolle von Sinnesorganen geriet. Zu dieser Ergänzung bedurfte es aber keiner allzu dramatischen Änderung im ZNS, insbesondere nicht im Gehirn, wie die engen Beziehungen für gG und WE zeigen, die durch die Hirnreizung erkennbar wurden.

7. Zukunftsperspektiven

Mit Hilfe einer noch weiter verfeinerten Reizung über kobaltgefüllte Glaskapillaren sollte man entscheiden können, welche der drei folgenden Arten nervöser Aktivität das Tier zur Stridulation veranlaßt: Ob die Aktivität einiger absteigender oder auf absteigende Neurone direkt aufschaltende Neurone oder die Aktivität von hirnintrinsischen Neuronen, die zu weit gestreuten Zustandsänderungen im Gehirn führen oder schließlich, ob nicht auch dendritische Felder ohne klare Zuordnung zu einzelnen Zellen oder Faserzügen dafür aktiviert werden.

LITERATURVERZEICHNIS

- Adam, L.J.: Neurophysiologie des Hörens und Bioakustik einer Feldheuschrecke (Locusta migratoria). Z. vergl. Physiol. 63, 227-289 (1969)
- Bacon, J.P., Altmann, J.S.: A silver intensification method for cobalt-filled neurons in wholemount preparations. Brain Res. 138, 359-363 (1977)
- Bean, C.P.: A theory of microstimulation of myelinated fibers. Appendix zu: Abzug, C., Maeda, M., Peterson, B.W. and Wilson, V.J.: Cervical branching of lumbarvestibulospinal axons. J. Physiol. (Lond.) 243, 499-522 (1974)
- Bentley, D.: Intracellular activity in cricket neurons during generation of song patterns. Z. vergl. Physiol. 62, 267-283 (1969a)
- Bentley, D.: Intracellular activity in cricket neurons during the generation of behaviour patterns. J. Insect Physiol. 15, 677- 699 (1969b)
- Bentley, D.: Control of cricket song patterns by descending interneurons. J. comp. Physiol. 116, 19-38 (1977)
- Blondeau, J.: Electrically evoked motor activity in the fly (Calliphora erythrocephala). Dissertation an der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen (1977)
- Blondeau, J.: Electrically evoked course control, in the fly Calliphora erythrocephala. Manuskript
- Boeckh, J., Boeckh, V., Kühn, A.: Further data on the topography and physiology of central olfactory neurons in insects. In: Olfaction and taste (VI) (ed. Le Magnen, J., MacLeod, P.), pp. 315-321. London: IRL 1977
- Boyan, G.: Auditory neurons in the brain of the cricket Gryllus bimaculatus (de Geer). J. comp. Physiol. (eingereicht)
- Dawkins, R.: Hierarchical organisation: a candidate principle for ethology. In: Growing points in ethology (eds. Bateson, P.P.G. and Hinde, R.A.), pp. 7-54. Cambridge: Cambridge University Press 1976
- Eibl, E.: Morphology of the sense organs in the proximal parts of the tibiae of Gryllus campestris L. and Gryllus bimaculatus de Geer (Insecta, Ensifera). Zoomorphologie 89, 185-205 (1978)
- Elsner, N.: Die neuromuskulären Grundlagen des Werbeverhaltens der Roten Keulenheuschrecke Gomphocerippus rufus (L.). Z. vergl. Physiol. 60, 308-350 (1968)
- Elsner, N.: Kommandofasern im Zentralnervensystem der Heuschrecke Gastrimargus africanus (Oedipodinae). Zool. Anz. Suppl.-Bd. 33, Verh. Zool. Ges. 1969, 465-471 (1969)
- Elsner, N.: Neuroethology of sound production in Gomphocerine grasshoppers (Orthoptera; Acrididae). I. Song patterns

- and stridulation movements. J. comp. Physiol. 88, 67-102 (1974)
- Elsner, N., Huber, F.: Die Organisation des Werbebesangs der Heuschrecke Gomphocerippus rufus L. in Abhängigkeit von zentralen und peripheren Bedingungen. Z. vergl. Physiol. 65, 389-423 (1969)
- Elsner, N., Popov, A.V.: Neuroethology of acoustic communication. Adv. Insect Physiol. 13, 229-335 (1978)
- Erber, J.: Response characteristics and after effects of multimodal neurons in the mushroom body area of the honey bee. Physiol. Entomol. 3, 77-89 (1978)
- Erber, J., Menzel, R.: Visual interneurons in median protocerebrum of bee. J. comp. Physiol. 121, 65-77 (1977)
- Faber, A.: Laut- und Gebärdensprache bei Insekten: Orthoptera (Geradflügler). Teil 1. Mittl. Mus. Naturk. Stuttgart (1953)
- Frederickson, C.J., Gerken, G.M.: Masking of electrical by acoustical stimuli: Behavioral evidence for tonotopic organization. Science 198, 1276 (1977)
- Frontali, N., Mancini, G.: Studies on the neuronal organization of cockroach corpora pedunculata. J. Insect Physiol. 16, 2293-2301 (1970)
- Hall, J.C.: Control of male reproductive-behavior by the central nervous-system of *Drosophila* - Dissection of a courtship pathway by genetic mosaics. Genetics 92, 437-457 (1979)
- Hanström, B.: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. Berlin: Springer 1928
- Heisenberg, M.: Mutants of brain structure and function: What is the significance of the mushroom bodies in behavior. Manuskript (1979)
- Holst, E.v., Saint Paul, U.v.: Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Naturwissenschaften 47, 409-422 (1960)
- Homborg, U., Erber, J.: Response characteristics and identification of extrinsic mushroom body neurons of the bee. Z. Naturforsch. 34, 612-615 (1979)
- Honegger, H.-W., Schürmann, F.W.: Cobalt sulphide staining of optic fibres in the brain of the cricket, Gryllus campestris. Cell. Tiss. Res. 159, 213-225 (1975)
- Howse, P.E.: Design and function in the insect brain. In: Experimental analysis of insect behaviour (ed. L. Barton Browne), pp. 180-194. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1974
- Huber, F.: Verhaltensstudien am Männchen der Feldgrille nach Eingriffen am Zentralnervensystem. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg Zool. Anz. 46, 138-149 (1952)
- Huber, F.: Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von Gryllus campestris L. Z. f. Tierpsychol. 12, 12-48 (1955a)

- Huber, F.: Über die Funktion der Pilzkörper (corpora pedunculata) beim Gesang der Keulenhuschrecke Gomphocerus rufus L. (Acrididae). Naturwissenschaften 20, 566-567 (1955b)
- Huber, F.: Auslösung von Bewegungsmustern durch elektrische Reizung des Oberschlundganglions bei Orthopteren (Saltatoria: Gryllidae, Acrididae). Verh. Zool. Ges. Münster, Zool. Anz., Suppl. 23, 248-269 (1959)
- Huber, F.: Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems und insbesondere des Gehirnes bei der Fortbewegung und Lauterzeugung der Grillen. Z. vergl. Physiol. 44, 60-132 (1960)
- Huber, F.: The role of the central nervous system in Orthoptera during the co-ordination and control of stridulation. Acoustic behaviour of animals (ed. R.-G. Busnel), pp. 440-488. Amsterdam-London-New York: Elsevier 1964
- Huber, F.: The insect nervous system and insect behaviour. Anim. Behav. 26, 969-981 (1978)
- Jacobs, W.: Vergleichende Verhaltensstudien an Feldheuschrecken. Z. Tierpsych. 7, 169-216 (1950)
- Jacobs, W.: Verhaltensbiologische Studien an Feldheuschrecken. Beiheft 1 zur Z. Tierpsych. 1953
- Jankowska, E., Roberts, W.J.: An electrophysiological demonstration of the axonal projections of single spinal interneurons in the cat. J. Physiol. (Lond.) 222, 597-622 (1972)
- Jankowska, E., Smith, D.O.: Antidromic activation of Renshaw cells and their axonal projections. Acta physiol. scand. 88, 198-214 (1973)
- Jürgens, U.: The hypothalamus and behavioral patterns. In: Progress in brain research (eds. D.F. Swaab and J.P. Schädé), pp. 445-463. Amsterdam-Oxford-New York: Elsevier 1974
- Kan, G.S., Kogan, I.M.: The influence of the electric stimulation of structures of the central nervous system on claw movements in the crayfish Astacus astacus. Zh. Èvol. Biokhim. i Fiziol. 7, 404-409 (1971)
- Kandel, E.R.: Cellular basis of behavior. San Francisco: Freeman (1976)
- Kästler, P.: Atembewegungen und Gasaustausch bei der Ruheatmung terrestrischer Insekten. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1978, 269, (1978)
- Kien, J.: Mechanism of motor control by plurisegmental interneurons in locusts. J. comp. Physiol. in press (1980)
- Klemm, N.: Histochemistry of putative transmitter in the insect brain. Prog. Neurobiol. 7, 99-169 (1976)
- Kutsch, W., Otto, D.: Evidence for spontaneous song production independent of head ganglia in Gryllus campestris L. J. comp. Physiol. 81, 115-119 (1972)
- Loher, W., Huber, F.: Experimentelle Untersuchungen am

- Sexualverhalten des Weibchens der Feldheuschrecke Gomphocerus rufus L. (Acridinae). J. Insect Physiol. 10, 13-36 (1964)
- Loher, W., Huber, F.: Nervous and endocrine control of sexual behaviour in a grasshopper (Gomphocerus rufus L., Acridinae). Symp. Soc. exp. Biol. 20, 381-400 (1966)
- Lorenz, K.: Der Kumpen in der Umwelt des Vogels. J. Ornith. 83, 137-413 (1937)
- Maynard, D.M.: Electrical activity in the cockroach cerebrum. Nature 177, 529-530 (1959)
- Maynard, D.M.: Organization of central ganglia. In: Invertebrate nervous systems (ed. L.A.G. Wiersma), pp. 231-255 Chicago: Univ. of Chicago Press 1967
- Menzel, R., Erber, J., Masuhr, T.: Learning and memory in the honey bee. In: Experimental analysis of insect behaviour (ed. L. Barton Browne), pp. 195-217. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1974
- Narahashi, T.: The properties of insect axons. Adv. Insect Physiol. 1, 175-256 (1963)
- Oomura, Y., Kimura, K., Ooyama, H., Maeno, T., Iki, M., Kuniyoshi, M.: Reciprocal activities of the ventro-medial and lateral hypothalamic areas of cats. Science 143, 484-485 (1964)
- O'Shea, M., Rowell, C.H.F.: The neuronal basis of a sensory analyser, the acridid movement detector system. J. exp. Biol. 65, 289-308 (1976)
- Otto, D.: Untersuchungen zur nervösen Kontrolle des Grillengesangs. Zool. Anz. 31, Suppl. 585-592 (1967)
- Otto, D.: Hirnreizinduzierte Verhaltensfolgen bei Grillen. Zool. Anz. 33, Suppl. Bd. 472-477 (1969)
- Otto, D.: Untersuchungen zur zentralnervösen Kontrolle der Lauterzeugung von Grillen. Z. vergl. Physiol. 74, 227-271 (1971)
- Otto, D.: Änderungen von Gesangsparametern bei der Grille (Gryllus campestris L.) nach Injektion von Pharmaka ins Gehirn. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 245 (1978)
- Pearson, K.G., Stein, R.B., Malhotra, S.K.: Properties of action potentials from insect motor nerve fibers. J. exp. Biol. 53, 299-316 (1970)
- Pearson, L.: The corpora pedunculata of Sphinx ligustri L. and other Lepidoptera: an anatomical study. Phil. Trans. B. 259, 477-516 (1971)
- Rank, J.B.: Which elements are excited in electrical stimulation of mammalian central nervous system: A review. Brain Res. 98, 417-440 (1975)
- Rheinländer, J.: Transmission of acoustic information at three neuronal levels in the auditory system of Decticus verrucivorus (Tettigonidae, Orthoptera). J. comp. Physiol. 97, 1-53 (1975)

- Rheinländer J., Kalmring, K., Popov, A.V., Rehbein, H.G.: Brain projections and information processing of biologically significant sounds by two large ventral cord neurons of Gryllus bimaculatus DeGeer (Orthoptera, Gryllidae). J. comp. Physiol. 76, 251-269 (1976)
- Riede, K., Huber, F., Varjú, D.: Quantitative analysis of the spatial relationships between male and female grasshoppers during courtship. Naturwissenschaften 66, 370 (1979)
- Roeder, K.D.: Acoustic interneurons in the brain of noctuid moth. J. Insect Physiol. 15, 825-838 (1969)
- Rolls, E.T.: Neurophysiology of feeding. TINS July 1-3 (1978)
- Rowell, C.H.F.: A method for chronically implanting stimulating electrodes in the brain of locusts, and some results of stimulation. J. exp. Biol. 40, 271-284 (1963)
- de Ruiter, L., Wiepkema, P.R., Veenig, J.G.: Models of behaviour and the hypothalamus. In: Progress in brain research (eds. D.F.Swaab, J.Schadé) 41, 481-507 Amsterdam: Elsevier 1976
- Rushton, W.A.H.: A theory of the effects of fibre size in medullated nerve. J. Physiol. 115, 101-122 (1951)
- Saint Paul, U.v.: Zur Frage der hierarchischen Ordnung instinktiven Verhaltens. 4. Zool. Jahresheft 105-116 (1964)
- Sandner, G., Schmitt, P., Karli, P.: Central gray and medial hypothalamic stimulation: Correlation between escape behavior and unit activity. Brain Res. 170, 459-474 (1979)
- Schürmann, F.W.: Über die Struktur der Pilzkörper des Insektenhirns. III Die Anatomie der Nervenfasern in den Corpora pedunculata. Z. Zellforsch. 145, 247-285 (1973)
- Schürmann, F.W.: Bemerkungen zur Funktion der Corpora pedunculata im Gehirn der Insekten aus morphologischer Sicht. Exp. Brain Res. 19, 406-432 (1974)
- Shalit, M.N., Mahler, Y.: Brain impedance measurements by the use of small bipolar needle electrodes. J. appl. Physiol. 21, 1234-1242 (1966)
- Stoney, S.D., Thompson, W.D., Asanuma, H.: Excitation of pyramidal tract cells by intracortical microstimulation: effective extent of stimulation current. J. neurophysiol. 31, 659-669 (1968)
- Stout, J.F., Huber, F.: Response of central auditory neurons of female crickets (Gryllus campestris L.) to the calling song of the male. Z. vergl. Physiol. 76, 392-313 (1972)
- Stout, J.F., Huber, F.: Pattern coding in some ascending auditory neurons of Gryllus campestris L. (in Vorbereitung)
- Strausfeld, N.J.: Atlas of an insect brain. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

- Strausfeld, N.J., Bacon, J.P.: Nonrandom resolution of neuron arrangements. In: Experimental entomology: neuro-anatomical techniques (eds. T.A. Miller, N.J. Strausfeld) New York-Heidelberg-Berlin: Springer (in Druck)
- Suzuki, H., Tateda, H.: An electrophysiological study of olfactory interneurons in the brain of the honey-bee. *J. Insect Physiol.* 20, 2287-2299 (1974)
- Swihart, S.L.: Single unit activity in the visual pathway of the butterfly Heliconius erato. *J. Insect Physiol.* 14, 1589-1601 (1968)
- Turanskaya, V.M.: Motor activity in the honey bee Apis mellifera during electrical stimulation of the supraoesophageal ganglion. *Zh. Évol. Biokhim. i Fiziol.* 8, 452-453 (1972)
- Usherwood, P.N.R., Grundfest, H.: Peripheral inhibition in skeletal muscle of insects. *J. Neurophysiol.* 28, 497-518 (1965)
- Valenstein, E.S., Cox, V.C., Kakolewski, J.W.: Reexamination of the role of the hypothalamus in motivation. *Psychol. Rev.* 77, 16-31 (1970)
- Viallanes, H.: Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Cinquième memoire 1. Le cerveau du criquet (Oedipoda coerulescens et Caloptenus italicus). *Annls. Sci. nat. (Zoo.)* (7) 4, 1-98 (1887)
- Vowles, D.M.: The structure and connexions of the corpora pedunculata in bees and ants. *Quart. J. Microscop. Sci.* 96, 239-255 (1955)
- Vowles, D.M.: Models and the insect brain. In: Neural theory and modelling (ed. R.F. Reiss), pp. 377-399. Stanford: Stanford Univ. Press (1964)
- Wadepuhl, M., Huber, F.: Elicitation of singing and courtship movements by electrical stimulation of the brain of the grasshopper. *Naturwissenschaften* 66, 320 (1979)
- Weiss, M.J.: Neuronal connections and the function of the corpora pedunculata in the brain of the american cockroach, Periplaneta americana L. *J. Morph.* 142, 21-69 (1974)
- Weiss, P.: Self-differentiation of the basic patterns of coordination. *Comp. Psychol. Monogr.* 17, 1-96 (1941)
- Wigglesworth, V.B.: The histology of the nervous system of an insect, Rhodinus prolixus (Hemiptera). II The central ganglia. *Quart. J. Microscop. Sci.* 100, 299-313 (1959)
- Williams, J.L.D.: Some observations on the neuronal organisation of the supra-oesophageal ganglion in Schistocerca gregaria Forskål with particular reference to the central complex. Ph. D. Thesis, University of Wales (1972)
- Williams, J.L.D.: Anatomical studies of the insect nervous system. A groundplan of the midbrain and an introduction to the central complex of the locust, Schistocerca gregaria

- garia (Orthoptera). J. Zool. Lond. 176, 67-86 (1975)
- Zülch, K.J.: A critical appraisal of "Lokalisationslehre"
in the brain. Naturwissenschaften 63, 255-265 (1976)

Liste von Veröffentlichungen:

- Barth, F.G., Wadepuhl, M.: Slit sense organs on the scorpion leg (Androctonus australis L., Buthidae). J. Morph. 145, 209-228 (1975)
- Wadepuhl, M.: Die Auslösung komplexer Erbkoordinationen durch elektrische Hirnreizung: Stridulation und Balz bei Gomphocerus rufus (L.). Verh. Dtsch. Zool. Ges. 251 (1978)
- Wadepuhl, M., Huber, F.: Elicitation of the singing and courtship movements by electrical stimulation of the brain of the grasshopper. Naturwissenschaften 66, 320 (1979)

Lebenslauf

Ich wurde am 3.9.1949 als Sohn des Angestellten Martin Wade-
puhl und seiner Frau Maria, geborene Rettenbeck, in Gang-
kofen/ Kreis Eggenfelden geboren. Die Volksschule besuchte
ich von 1955 an im Geburtsort und in Bad Neustadt/Saale, wo ich
1960 ins dortige Realgymnasium überwechselte. Ab 1962 bis
zum Abitur 1970 besuchte ich das humanistische Karls-Gymna-
sium in München. Die Ausbildung wurde nach dem Wehrdienst
an der Technischen Universität München fortgeführt, wo ich
das Staatsexamen für das höhere Lehramt in Biologie und
Chemie anstrebte. Vom Beginn des Studiums an wurde ich von
der Studienstiftung des Deutschen Volkes gefördert. Nach ei-
ner Arbeit bei Prof.Dr.F.G.Barth, verbrachte ich das akade-
mische Jahr 1975/76 im Labor von Dr.P.L.Miller an der Uni-
versity of Oxford. Dem folgte 1977 das Staatsexamen, die
Immatrikulation an der Ludwig- Maximilians -Universität
und die Arbeit an der Promotion bei Prof.Dr.F.Huber am
MPI für Verhaltensphysiologie in Seewiesen, die durch einen
drei-monatigen Aufenthalt an der University of Michigan bei
Prof.T.E.Moore unterbrochen war.

